# DIE BEDEUTUNG DER HAUPT- UND NEBENAUGEN FÜR DAS HEIMFINDEVERMÖGEN DER TRICHTERSPINNE AGELENA LABYRINTHICA (CLERCK) MIT HILFE EINER LICHTQUELLE

Inauguraldissertation
zur
Erlangung der Würde eines Doktors rer. nat.

vorgelegt
dem Fachbereich Biologie
der Freien Universität Berlin

von
Klaus Dornfeldt
aus
Berlin

1. Referent: Prof. Dr. Görner, FU Berlin
2. Referent: Dr. H. Mittelstaedt, MPI für Verhaltensphysiologie, Seewiesen

Tag der mündlichen Prüfung: 19. Dezember 1972

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548902_0011

Z. Tierpsychol., 38, 267—293 (1975)
© 1975 Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg
ISSN 0044-3573 / ASTM-Coden: ZETIAG

*Aus der Freien Universität Berlin, Fachbereich Biologie*

# Eine Elementaranalyse des Wirkungsgefüges des Heimfindevermögens der Trichterspinne *Agelena labyrinthica* (Cl.)[1])

Von Klaus Dornfeldt

*Mit 10 Abbildungen*

*Eingegangen am 17. 4. 1974*

1972

## 1. Einleitung

Die Arbeiten von Görner (1966, 1972), Moller (1967, 1970) und Dornfeldt (1975) lassen bereits Aussagen über das Wirkungsgefüge der Orientierung von *Agelena* unter Einbezug optischer Reizinformation zu. Diesen Aussagen liegen vor allem die folgenden Befunde und Überlegungen zugrunde.

Daß die optische Reizfolge an ihrer Wirkung auf das Wirkungsgefüge der Orientierung während des Hinkursverlaufes gehindert sei, war eine an sich mögliche Annahme. Aus ihr muß man mit Görner (1966) folgern, daß die Kursrichtung allein von der Lampenstellung vor Antritt und nach Abschluß des Hinkurses abhängen müßte. In einem Experiment versetzte er die Lampe um 90°, als die Spinne etwa die Hälfte des gewinkelten Hinweges zur Beute zurückgelegt hatte. Die Wartenabweichung der Mittelrichtung fiel in diesem Versuch um 31° geringer aus, als wenn die Lampe erst am Ende des Hinweges umgeschaltet worden war. Mit diesem Widerspruch zur Annahme ist bewiesen, daß die Abschalthypothese nicht zutrifft, sondern daß die während des Hinkurses einlaufenden optischen Informationen entscheidenden Anteil an der Bestimmung des Heimkurses haben. Doch weder dieser noch irgendein anderer Befund über *Agelena* stützt die Auffassung des Verfassers (l. c.), daß die optische Reizfolge an sich — getrennt von der Bewegungsfolge — integriert wird.

Unter der Bedingung, daß die Lichtquelle auf Teilen des Hinkurses für die Spinne sichtbar gewesen ist, haben optische Engramme, die die Spinne während ihres Wartenaufenthaltes gebildet hat, keinen Anteil an der nachfolgenden Bestimmung des Heimkurses. Dem Heimfindevermögen liegt im wesentlichen ein Vorgang der Speicherentladung durch Reproduktion aller aktiv ausgeführten und vektoriell aufsummierten Hinkurselemente mit nega-

[1]) Zweiter Teil einer gekürzten Fassung einer Dissertation des Fachbereichs Biologie der Freien Universität Berlin.

tivem Vorzeichen zugrunde. Infolgedessen ist zu fordern, daß Informationen über bestimmte Parameter des Bewegungsablaufes für den Aufbau der Rauminformation, mit deren Hilfe der Kurs in bezug auf eine Lichtquelle gesteuert wird, notwendig sind.

Wird das Licht auf einem Teil des gewinkelten Hinkurses ausgeschaltet und erst am Beuteort wieder eingeschaltet, so orientiert sich die Trichterspinne so, als hätte sie die Lampe während des ganzen Hinweges gesehen (GÖRNER 1966). Unter Ausschluß visueller Marken wird also die optische Fixierrichtung entsprechend einer nicht unterbrochenen optischen Reizfolge vermöge der Instanz der idiothetischen Informationsverarbeitung verschoben. Darauf vor allem gründet sich die überkommene Auffassung, daß der idiothetische Orientierungsmechanismus erst zu einem aktuellen Anlaß, wie er z. B. mit dem Eintreten der Heimkursstimmung infolge des Beutefanges gegeben ist, mit dem optischen Orientierungsmechanismus in einem Vorgang gekoppelt ist, der dem für zahlreiche Insekten nachgewiesenen Transponieren zwischen Photomenotaxiswinkel und Geomenotaxiswinkel ähnlich ist (GÖRNER 1966). Die Information über die Bewegungsfolge entnimmt die Spinne dieser Auffassung zufolge stets allein den Signalen, die das Tier beim Bewegungsablauf selbst erzeugt, wie es für einen idiothetischen Informationsgewinn charakteristisch ist.

Da die unter Ausschluß richtender Außenreize von GÖRNER (1958) nachgewiesene idiothetische Informationsgewinnung noch nichts über den Informationserwerb der hier zu betrachtenden Ausläufe, bei denen nicht nur der Heimkurs, sondern auch Teile des Hinkurses im Hellen vollzogen worden sind, aussagt und da die Frage zur Zeit noch offen ist, ob die Information über den zurückgelegten Kurs idiothetisch und/oder optisch gewonnen wird, halte ich es für zweckmäßig, die Informationen über die Längen und Winkelbeziehungen der Hinkurselemente mit dem allgemeinen Ausdruck „Bewegungsfolgeninformation" zu umschreiben.

Eine andere Hypothese zur Erklärung gewisser Eigenschaften des Wirkungsgefüges geht auf MOLLER (1970) zurück. Mehr oder weniger häufig treten nach Lampenwechsel Heimläufe auf, die anfangs kaum, nach einer gewissen Strecke aber abrupt von der Wartenrichtung abweichen. Gestützt auf eine korrelationsstatistische Analyse dieser „Doppelläufe", vertritt der Verfasser die Auffassung, daß nach einer ersten kurzen Strecke des Heimkurses der idiothetische Orientierungsmechanismus „abgeschaltet" und der optische „eingeschaltet" werde.

Leider lassen sich diese und andere Erklärungsmöglichkeiten nicht prüfen, indem man die Lichtrichtung exogen verändert, während sich die Spinne bereits auf dem Heimkurs befindet; denn die Spinne läuft zu rasch heim, als daß Lichtreize präzise gesetzt werden könnten. Auf dem Hinkurs, der der Spinne mittels Summer aufgenötigt wird, ist die Reizung gut definierbar. Es ist Anliegen dieser Arbeit, mit dieser Methode zur Klärung folgender Fragen beizutragen:

1. Wie wird die optische Information mit der Bewegungsfolgeninformation verarbeitet?
2. Inwieweit ist die Informationsverarbeitung der auf dem Hinweg zur Beute befindlichen Spinnen mit derjenigen der heimkehrenden Spinne vergleichbar?
3. Ist am Heimfindevermögen eine Entfernungsorientierung beteiligt; bejahendenfalls wie fügt sie sich in das Wirkungsgefüge der Orientierung ein?
4. Welcher Zusammenhang besteht zwischen dem Heimfindevermögen und der optischen Grundorientierung?

UNIV. LEIDEN BIBL.

## 2. Methode und Statistik

Ausgewertet wird die Wartenabweichung der an die Laufkurve gelegten Meßsehne von 10 cm Länge. Wo wegen der Lage des Startbereichs (Gesamtheit der Beuteorte für die Läufe eines Versuchs) in der Nähe der Begrenzung des Netzes nicht in dieser Weise verfahren werden kann, wird der Winkel des ersten geraden Kurselementes in bezug auf die Wartenrichtung ausgemessen. Die Radien der abgebildeten Kreisdiagramme entsprechen maßstabsgerecht den Längen der Meßsehnen. Es werden die gleichen Bezeichnungen und statistischen Prüfverfahren wie bei DORNFELDT (1975) verwendet.

## 3. Ergebnisse

### 3.1. Heimkursrichtungen nach geraden Hinkursen

*Versuche 1 und 2* (s. Abb. 1): Stimmt die überkommene Auffassung, daß durch Lösen des Netzkontaktes die idiothetischen Engramme gelöscht werden, so müßten Lampenwechsel, welche schon bei $^3/_4$ des Hinweges erfolgen, deutlich größere Wartenabweichungen hervorrufen, wenn die Spinne am Ende des Hinweges hochgehoben wird, als wenn ihre Bewegungsfolge ungestört bleibt. Nach Unterbrechung des Netzkontaktes wählen die Spinnen die Mittelrichtung $\beta = 62{,}0°$ mit der Streuung $s = 22{,}3°$ in 33 Läufen (Versuch 1). Bei ungestörter Bewegungsfolge und sonst gleichen Bedingungen ergibt sich die Mittelrichtung $\beta = 59{,}0°$ mit der Streuung $s = 18{,}4°$ bei 32 Läufen (Versuch 2).

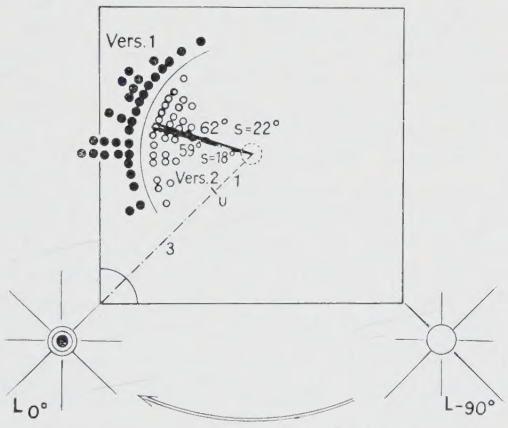



*Abb. 1:* Richtungsorientierung nach Lampenwechsel von L(—90) auf L(0) vor Vollendung des Hinkurses am Punkt U. Schwarze Kreise und schwarzer Pfeil: In S beginnende Heimkurse nach Unterbrechung des Netzkontaktes bei S (Versuch 1). Weiße Kreise und weißer Pfeil: In S beginnende Heimkurse (die Tiere wurden nicht hochgehoben: Versuch 2). Vor jedem Lampenwechsel läuft die Spinne zweimal bei fester Lampenposition L(—90) (Kontrolläufe)

Weder die Mittelrichtungen noch die Streuungswerte lassen sich statistisch voneinander absichern (WWF-Test: $P > 5\,\%$). Diese Befunde sind nur so befriedigend erklärbar, daß die Information über den Lampenazimut nicht unabhängig von der Bewegungsfolgeninformation eingespeichert wird. Beide Informationsanteile werden offenbar während des ganzen Hinkurses sofort zur optischen Fixierrichtung verrechnet. Die Unterbrechung der Bewegungsfolge durch Lösen des Netzkontaktes hat deshalb keinen merklichen Einfluß auf die Orientierungshandlung, weil sie erst nach der Determination der Fixierrichtung erfolgt ist. Auch MITTELSTAEDT und MITTELSTAEDT (1973) kommen auf Grund theoretischer Überlegungen und Auswertungen der Befunde von GÖRNER (1966) ohne Kenntnis der hier mitgeteilten Befunde zu dem Schluß, daß die Drehtendenzen der beiden informationsgewinnenden Teilwirkungsgefüge nicht zu einer resultierenden Drehtendenz superponiert werden, sondern daß beide Informationseingänge laufend miteinander ver-

rechnet und in verrechneter Form in die „Mittelkursspeicher" einfließen, die die Sollwerte für den Heimkurs liefern.

Als Stütze für das bisherige Konzept der Resultantenbildung aus dem optischen und idiothetischen Orientierungsvektor galt ein Befund von MOLLER (1970): Wurde die Spinne auf das Netz gelockt, dort hochgehoben und im Dunkeln dort wieder abgesetzt, so waren die Laufrichtungen zufällig verteilt, was den Verfasser bewog, von der „Ausschaltung" der Idiothetik oder vom „Löschen" der kinästhetischen (idiothetischen) Engramme als Folge des Hochhebens zu sprechen.

Gegen diese Deutung ist jedoch das folgende Argument vorzubringen. Da die Spinnen nach dem Hochheben in zufälliger Ausrichtung auf das Netz gelangen, könnte sich unter Ausschluß optischer Orientierungsmöglichkeit eine Gleichverteilung ergeben, obwohl die Tiere endogen gesteuerte, orientierende Wendebewegungen ausführen. Der folgende Versuch 3 zielt darauf ab, diese Frage zu klären; er lenkt die Aufmerksamkeit auf etwaige Beziehungen zwischen Heimkursrichtungen und Startstellungen bei fehlenden Außenreizen.

*Versuch 3:* Auf ihren Hinwegen zum in der Netzmitte gelegenen Startbereich für die Heimkurse sehen die Spinnen die Lampe L(180) genau vorn (in der Körpermedianen); haben sie den Startbereich erreicht, verlöscht die Lampe. Nachfolgend werden die Spinnen hochgehoben, zufällig ausgerichtet, dort wieder abgesetzt und mit jeweils einer Taufliege belohnt, die mit der Pinzette so übergeben wird, daß der Beutefang ohne größere Stellungsänderung erfolgreich beendet wird.

In der Mehrzahl der 25 Läufe (80%) dieses Versuchs drehen sich die Spinnen um Winkelbeträge kleiner als 45° aus der Ausgangsstellung während des Rück-Starts in die Laufrichtung. Daher muß man die Annahme, die Spinne würde sich trotz Hochhebens und Lichtausschaltens aus der Stellung nach dem Absetzen und dem Beutefang um den gleichen Winkel (nämlich um 180°) drehen, um den sie sich ohne Hochheben in die Heimkursrichtung gedreht hätte, verwerfen ($\chi^2$-Test: $P < 0{,}1\,\%$). Daß die Spinnen meist etwa in den Richtungen davoneilen, die sie zuletzt bei Abschluß der Beutefanghandlung eingenommen haben, weist darauf hin, daß unter diesen Versuchsbedingungen die Richtungsorientierung nicht nur in bezug auf den äußeren Raum, sondern auch in bezug auf das innere Bezugssystem des Tieres weitgehend ausgeschaltet ist. Da der Hinkurs im Hellen vollzogen worden ist, wäre es nicht zwingend, den Ausfall der idiothetischen Orientierungskomponente allein für das beobachtete Verhalten verantwortlich zu machen. Das Beibehalten eines geraden Laufkurses läßt zudem vermuten, daß der Entfernungsspeicher, der die Heimkurslänge und damit die Stabilität des Kursverlaufes kontrolliert, noch nicht entladen ist.

*Tab. 1:* Heimkursrichtungen nach Lampenwechsel nach 1/3 des Hinweges (Versuch 4) und nach Ausschalten nach 1/3 des Hinweges (Versuch 5). Zum Vergleich: Lampenwechsel am Beuteort (Versuch 6)

| Versuch | Versuchsbeschreibung | Mittelrichtung | Streuung | Anzahl |
|---|---|---|---|---|
| 4 | L(-90) auf L(0) nach 1/3 des geraden Hinweges umgeschaltet | ß = 29,3° | s = 37° | n = 40 |
| 5 | Nach 1/3 des geraden Hinweges L(-90) ausgeschaltet ; am Beuteort L(0) eingeschaltet | ß = 73,9° | s = 26° | n = 35 |
| 6 | L(-90) am Ende des geraden Hinweges zur Netzmitte auf L(0) umgeschaltet | ß = 61,8° | s = 30° | n = 35 |

Aus Häufigkeitsdiagrammen von Görner (1958, S. 146) geht hervor, daß einerseits schon ein Viertel des Hinweges, auf dem die Lampe zu sehen ist, genügt, um ein voll wirksames Engramm dieser Lampe entstehen zu lassen, und daß andererseits bei Umschalten an dem gleichen Wegpunkt noch zahlreiche Läufe auftreten, denen gemäß der Dreiklasseneinteilung des Verfassers (Wartenabweichung vorhanden, nicht vorhanden, zweifelhaft) deutliche Wartenabweichungen zuzuschreiben sind. Von einer Vorstellung der Speicherauf- und -entladung ausgehend, erwartete der Verfasser das völlige Umlernen auf die Position der umgeschalteten Lampe, die auf den letzten drei Hinwegvierteln und dem Rückweg brannte — also wartenwärts gerichtete Läufe. Infolgedessen führte er die Wartenabweichungen der Läufe auf Einflüsse von Rückwegengrammen zurück, die unmittelbar davor bei der gleichen Lampenposition wie auf dem folgenden ersten Hinwegviertel gewonnen worden waren. — Daher blieb die Frage offen, ob das auf dem ersten Hinwegviertel gebildete Engramm mit der auf dem anderen Hinwegabschnitt gewonnenen Lichtrichtungsinformation zu einem Kompromißresultat verrechnet wird. In den Versuchen 4—6 soll diese Frage beantwortet werden. Im Prinzip unterscheiden sie sich nur darin von den Versuchen Görner's (1958), daß auf den Heimwegen (ebenso wie auf den beiden letzten Dritteln des Hinweges) die Lampe L(0) brennt, während auf dem ersten Hinwegdrittel die Lampe L(—90) allein zur optischen Engrammbildung zur Verfügung steht.

Die Mittelrichtung von Versuch 4 weicht von der Wartenrichtung viel stärker ab, als es jemals bei raumfester Lichtquelle beobachtet worden ist. Da sich in diesem Versuchsfall die eventuelle Verwertung von optischen Rückwegengrammen in der Weise auswirken müßte, daß sich die Wartenabweichung verringert, ist diese Mittelrichtung nicht auf Rückwegengramme zurückführbar. Es besteht daher kein Zweifel, daß die Wartenabweichung auf einem Kompromiß (oder Gleichgewicht) zwischen der auf dem ersten Hinwegdrittel eingespeicherten Information über L(—90) und der auf den beiden übrigen Hinwegdritteln gewonnenen Informationen über L(0) beruht.

Zum einen wird damit die alternative Vorstellung hinfällig, wonach der optische Speicher auf den letzten beiden Hinwegdritteln völlig umgeladen werde, weil bereits ein Drittel des Hinweges genüge, ihn voll aufzuladen. Zum anderen kommt hiermit die entscheidende Bedeutung der auf dem Hinkurs gewonnenen Informationen für die Determination der Heimkursrichtung zum Ausdruck. Hinzuweisen ist ferner auf die stärkere Wartenabweichung nach Wegnahme des Lichtes auf dem zweiten Teil des Hinweges (Versuch 5) im Vergleich zur Wartenabweichung nach Umschalten am Beuteort (Versuch 6). Dieses Ergebnis steht mit dem Befund von Versuch 19 und 20 (Dornfeldt 1975) in Einklang, der zeigt, daß das Zwischenschalten einer Dunkelpause beim Lampenwechsel die Wartenabweichung vergrößert.

Die folgenden Versuche 7 und 8 werden so eingerichtet, daß sie quantitativ zufriedenstellende Aussagen über die Orientierung mit Hilfe von nicht auf dem Hinweg gewonnenen Engrammen zulassen. Die Versuchstiere werden genötigt, sich geradenwegs bei ausgeschalteter Orientierungslampe zum Startbereich zu begeben. Dort wird die auf dem Heimkurs zu engrammierende Orientierungslampe eingeschaltet. Zwei derartige Ausläufe bieten die Möglichkeit zur Einspeicherung der optischen Daten. Ob die Spinne von dieser Möglichkeit Gebrauch gemacht hat, läßt sich anhand der Richtung des folgenden Heimkurses ersehen, bei dessen Einstellung und Vollzug die um 90° versetzte Lampe leuchtet.

Zwar fallen die Wartenabweichungen nach Wegfall der Hinwegengramme wesentlich geringer aus als nach Umschalten (Moller 1970; eigene Versuche),

dennoch ist damit ebenso wie bei GÖRNER (1958) die Orientierungsmöglichkeit auf Grund der Abberufung von optischen „Heimwegengrammen" aufgezeigt worden. Die hochsignifikante Streuungszunahme (W-Test: $P < 0{,}1\,\%$) im Versuch 7 gegenüber Versuch 8 läßt sich zwanglos auf Einflüsse negativer Phototaxis zurückführen (siehe Tab. 2).

### 3.2 Heimkurse nach gewinkelten Hinkursen

Die Hinkurse führen in allen folgenden Versuchen nicht über eine gerade Strecke, sondern über Wegfiguren, deren zwei Schenkel gleich lang (ca. 22 cm) sind und den Winkel 60° einschließen, oder über Winkelfiguren, die sich von der erstgenannten Figur ableiten.

*Versuche 9 und 10:* Nach jeweils Kontrolläufen über U nach E bei gleichbleibender Lichtquelle wird die Spinne nochmals über denselben Hinweg bis E gelockt, dort wird sie hochgehoben und im Dunkeln zum Startbereich S in der Netzmitte verfrachtet, wo sie die Fliege erhält und zum Heimkurs startet, wobei die versetzte Lampe brennt.

Die für die alternativen Lampenwechsel resultierenden Wartenabweichungen (Abb. 2, oben) lassen sich leicht deuten, wenn man den Mittelvektor parallel verschiebt, so daß sein Anfangspunkt mit dem Ausgangsort der Verfrachtung zusammenfällt, oder wenn man, was äquivalent dazu ist, den Verfrachtungswinkel ∢ EWS = 30° zur Wartenabweichung addiert. Die auf diese Weise transformierten Mittelrichtungen $\beta' = 90{,}3°$ und $\beta' = 87{,}7°$ stimmen gut mit den optischen Sollrichtungen von ±90° überein. — Die verfrachtete *Agelena* schlägt also den Lichtkurs ein, der sie vom Ausgangsort der Verfrachtung bei unveränderter Lampenposition heimwärts geführt hätte. Daß der Verfrachtungsvektor demnach nicht einberechnet wird, stimmt mit den Befunden von GÖRNER (1966) überein; zudem ist damit gezeigt, daß selbst derart lange Hinwege im Arbeitsbereich des zu untersuchenden Orientierungssystems liegen.

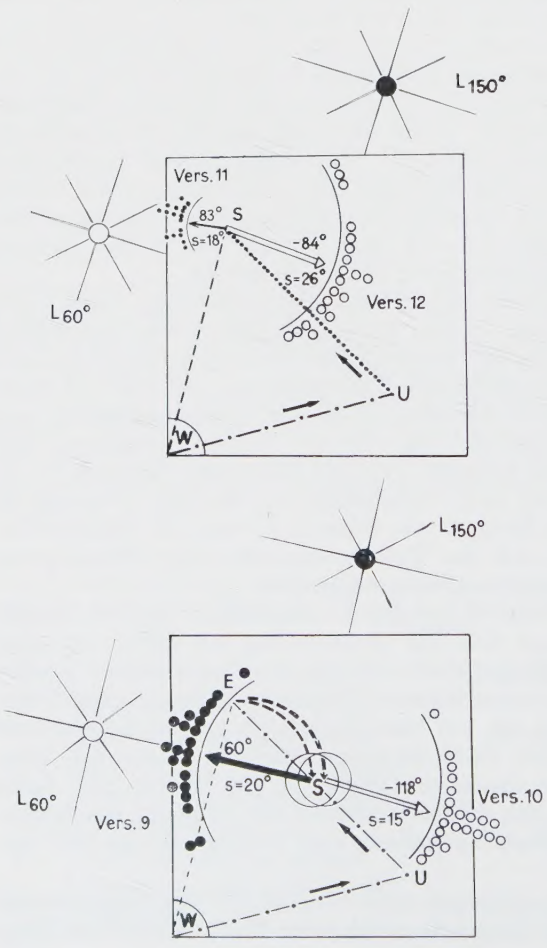



*Abb. 2:* Unten: Richtungsorientierung nach Verfrachtung von E nach S und Lampenwechsel bei S (Versuche 9 u. 10). Oben: Richtungsorientierung nach Lichtausschalten während des Hinkurses von U bis S und Lampenwechsel bei S (Versuche 11 u. 12)

*Versuche 11 und 12:* Nachdem die Spinnen zwei Ausläufe bei fester, ununterbrochen leuchtender Lichtquelle ausgeführt haben, wird auf dem zweiten Teil des Hinkurses zwischen U und S (Abb. 2, unten) die Lichtreizfolge unterbrochen. Am Ende des Hinweges wird die Spinne hochgehoben und dort abgesetzt; sie startet bei der versetzten Lampe.

Die Mittelrichtungen der beiden Verteilungen differieren um nicht signifikante Beträge von den transformierten Richtungswerten der vorstehenden Verfrachtungsversuche 9 und 10. Es folgt, daß die Trichterspinne auch nach vorübergehender Wegnahme der Lichtreize und nach Unterbrechung der Bewegungsfolge (durch Hochheben) den richtigen Lichtkurs steuert. Die optische Fixierrichtung wird im Dunkeln auf Grund der Instanz der Bewegungsfolgenintegration gemäß einer ununterbrochenen Lichtreizfolge verschoben. Wie in Versuch 1 hat der Eingriff des Hochhebens auch in diesen Versuchen keinen nennenswerten Effekt auf die Orientierungshandlung. Die Befunde lassen sich kaum mit den herkömmlichen Auffassungen vereinbaren; denn wäre die Idiothetik mit der Photomenotaxis nach Art des Transponierens zwischen Photo- und Geomenotaxis in einem singulären Ereignis bei der Heimkurseinstellung verkoppelt, dann würde man nach Hochheben der Spinne, das die Idiothetik ausschalten soll, die

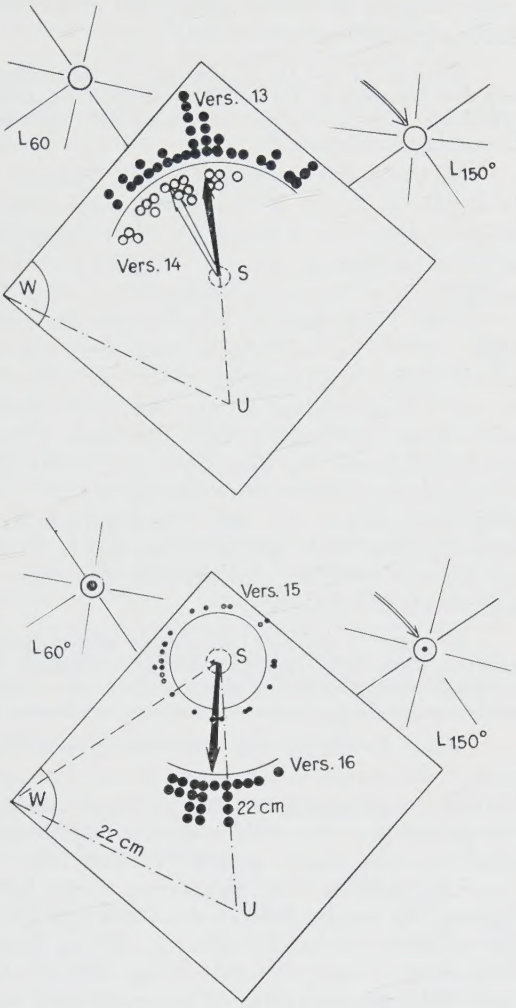



*Abb. 3:* Oben: Richtungsorientierung nach Lampenwechsel von L(60) auf L(150) bei U (schwarze Punkte, schwarzer Pfeil: Versuch 14) bzw. bei S (weiße Dreiecke, weißer Pfeil: Versuch 13). Unten: Richtungsorientierung nach Lampenwechsel zwischen L(60) und L(150) bei U
Berichtigung: In der Abbildung oben ist Vers. 13 in Vers. 14 und Vers. 14 in Vers. 13 zu ändern

*Tab. 2:* Orientierung nach auf den vorangehenden Heimkursen gebildeten optischen Engrammen bei fehlenden optischen Hinwegengrammen

| Versuch | Versuchsbeschreibung | Mittelrichtung | Streuung | Anzahl |
|---|---|---|---|---|
| 7 | Nach 2 Heimkursen bei L(-90) sieht die Spinne L(0) auf dem Heimweg | ß = 42,8° | s = 40,1° | n = 42 |
| 8 | Nach 2 Heimkursen bei L(0) sieht die Spinne L(-90) auf dem Heimweg | ß = -41,0° | s = 26,8° | n = 24 |

Unterbindung der Übertragung der idiothetischen Information auf die optische Richtungsinformation erwarten.

*Versuche 13 und 14:* Die Spinnen erreichen über den in Abb. 3 (oben) dargestellten Umweg den Startbereich. Im Anschluß an zwei Kontrolläufe bei fester Lampe wird die Lampe gewechselt, wenn die Spinne im Startbereich angekommen ist (Versuch 13) oder wenn sie bei U angelangt ist (Versuch 14).

In Versuch 13 ergibt sich eine mittlere Wartenabweichung von $\beta = 67°$ ($s = 23°$, $n = 18$), in Versuch 14 eine solche von $\beta = 87°$ ($s = 26°$, $n = 33$). Wenn bereits vor Vollendung des Hinweges umgeschaltet wird, fällt also die Wartenabweichung um 20° (signifikant) höher aus, als wenn erst nach Beendigung des Hinkurses umgeschaltet wird (WWF-Test: $P < 1\,\%$).

Auch dieser Befund ist nicht mit der überkommenen Auffassung (GÖRNER 1966, 1973) verträglich, wonach der optische Orientierungsvektor und der idiothetische Orientierungsvektor erst unmittelbar vor Antritt des Heimkurses zu einer Resultantenrichtung vektoriell summiert wird; denn man müßte gemäß dieser Auffassung dem optischen Orientierungsvektor, der sich infolge des Umschaltens vor dem Ende des Hinkurses ergeben würde, von vornherein eine geringere Wartenabweichung als 90° zuschreiben; da die optische Reizfolgenintegration auf dem Hinwegabschnitt nach dem Umschalten den optischen Speicher zum Teil entladen würde. Erst recht würde daher die Resultante aus diesem optischen und dem idiothetischen Orientierungsvektor einen Betrag kleiner als 90° haben.

*Versuche 15 und 16:* Die Spinnen werden genötigt, sich über die in Abb. 3 (unten) dargestellte Winkelfigur zum Startbereich zu begeben. Nach jeweils zwei Kontrollen bei gleichbleibender Lampenposition wird in den beiden alternativen Drehrichtungen um 90° umgeschaltet, wenn die Spinne den Eckpunkt U erreicht hat.

Wird die Lampe im Uhrzeigersinn um 90° versetzt, laufen die Versuchstiere in beliebigen Richtungen davon (Versuch 15; $\chi^2$-Test: $P > 5\,\%$). Wird die Lampe im entgegengesetzten Sinne getauscht, schlagen die Spinnen die Mittelrichtung von $\beta = -53°$ ein; ihr Streuungsbereich ist mit $s = 13°$ für Umschaltversuche relativ gering (Versuch 16).

Den Schlüssel zur Erklärung dieser Befunde sehe ich in folgender Überlegung. Die zweite Strecke des Umweges US deckt sich in erster Näherung mit der mittleren Heimkursrichtung, die die Spinne von U aus eingeschlagen hätte, falls sie an diesem Ort eine Fliege erbeutet hätte und die Lampe (im Falle des nach links abgewinkelten Umweges) im Uhrzeigersinn versetzt worden wäre. Es erscheint daher plausibel, daß die Spinne das zweite Hinkurselement US so bewertet, als liefe sie in Richtung der vermeintlichen Warte. Vorausgesetzt, die Spinne kontrolliert ihren Kurs über diesen vermeintlichen Heimweg mit Hilfe eines Entfernungsspeichers, der auf dem Hinweg zwischen Warte und Ort des Umschaltens U aufgeladen worden ist, so müßte sie gerade im Startbereich die Warte „erwarten". Für diese Erklärung spricht die zufällige Verteilung der Laufrichtungen ebenso wie die für menotaktische Läufe ungewöhnlich starke Variabilität der Richtung des einzelnen Heimkurses. Die häufigen Wechsel der Laufrichtung haben zur Folge, daß die Spinnen sich nur um geringe Distanzen von dem Startbereich entfernen. So gewinnt man schon aus der unmittelbaren Beobachtung den Eindruck, daß die Spinnen die Umgebung des Startbereichs nach der Warte absuchen.

Auch das Ergebnis des Versuchs 14 fügt sich gut in diesen Erklärungsversuch ein; denn die mittlere Wartenabweichung weicht nur um 3° von der Fortsetzungsrichtung der zweiten Hinwegstrecke ab, auf welche die Spinne der konzipierten Hypothese zufolge den Ort der vermeintlichen Warte „projiziert".

Der gerade Kursverlauf quer über das Netz nach Umschalten gegen den Zeigersinn (Versuch 16) stützt im Prinzip ebenfalls die hier aufgestellte Vektorhypothese, wonach die Spinne in jedem Punkt ihrer Exkursion den Radiusvektor in bezug auf die Warte unter ständiger Einbeziehung der Lichtrichtungsinformation bestimmt, der nach Vorzeichenumkehr die Sollwerte für den Heimkurs von diesem Ort liefert. Im Normalfall ist die Warte der Punkt, an welchem die Spinne ihren Hinkurs anheftet und auf welchen sie ihren Heimkurs richtet. Durch den Lampenwechsel rückt dieser Punkt in den Punkt der vermeintlichen Warte, den man zeichnerisch oder rechnerisch bestimmt, indem man in U an die Strecke WU als Näherungswert für die durchschnittlichen Mittelrichtungen nach Umschalten um —90° den Winkel $\sphericalangle$ WUW′ = —60° anlegt und auf ihm die Strecke mit der Länge Warte—Umschaltort abträgt. So gewinnt man als hypothetische Wartenabweichung des Heimkurses den Winkel —30°, der sich allerdings hochsignifikant (Test von Stephens: P < 0,1 %) von der ermittelten Wartenabweichung $\beta$ = —53° unterscheidet.

Diese Unstimmigkeit zwischen dem hypothetischen und dem empirischen Wert ist aber nur von quantitativer Art und nicht so gravierend, wie es zunächst scheinen mag, sofern man berücksichtigt, daß die Spinne die Lampe während des Soll-Heimkurses unter dem Azimutalwinkel von —120° in bezug auf ihre Körpermediane fixieren würde. Diese Lichtrichtung kommt derjenigen sehr nahe, bei welcher maximale, von der Lichtquelle fortweisende systematische Abweichungen von der Wartenrichtung (bei nicht versetzter Lichtquelle) oder von der theoretischen Heimkehrrichtung (nach Umschalten) in Erscheinung treten. Die Hypothese gewänne daher an Erklärungswert, falls die Spinne unter Azimuten, bei denen die Läufe keinen Phototaxiseinflüssen unterliegen, den hypothetischen Kurswinkel von ca. —30° einhält. Solche Azimute sind in den folgenden Versuchen 17—20 gewählt worden.

*Tab. 3:* Ergebnisse der in Abb. 4 beschriebenen Versuche 17—20. Mittelrichtungen der in S (Versuche 17 und 18) und SS (Versuche 19 und 20) beginnenden Heimkurse nach Umschalten vor Vollendung gewinkelter Hinkurse

| Versuch | Umschaltung | Mittelrichtung | Streuung | Anzahl |
|---|---|---|---|---|
| 17 | L( 120) ⟶ L(-150) | (ß = 98°) | s = 73° | n = 39 |
| 18 | L(-150) ⟶ L( 120) | ß = -35° | s = 11° | n = 34 |
| 19 | L( 120) ⟶ L(-150) | ß = 162° | s = 23° | n = 35 |
| 20 | L(-150) ⟶ L( 120) | ß = -54° | s = 17° | n = 39 |

Das Ergebnis von Versuch 17 gleicht dem von Versuch 15: Wird die Lampe am Umwegpunkt U so versetzt, daß sich die mittlere Heimkursrichtung von U mit der zweiten Hinwegstrecke decken würde, so ist keine Richtungspräferenz mehr nachweisbar (Rayleigh-Test: P > 5 %) und die Laufkurse (Abb. 5) hinterlassen den Eindruck, daß die Spinnen ein Gebiet um den Startbereich nach der Warte absuchen. Der Mittelpunkt des Startbereiches ist daher in erster Näherung als Ort der vermeintlichen Warte anzusprechen.

Starten die Spinnen im Bereich SS, nachdem bei U im Zeigersinn umgeschaltet worden ist (Versuch 19), so halten sie den Mittelkurs von 162° ein. Was die Hypothese in diesem Fall voraussagt, ist aus der Abb. 4 zu entnehmen, in der maßstabsgerecht die Lage der Mittelpunkte der Startbereiche und die Kursvektoren dargestellt sind. Die Kursrichtung von 166,5° zum hypothetischen Zielort, der im Abstande WU auf dem Winkel 60° in bezug auf WU liegt, differiert kaum von der empirischen Kursrichtung.

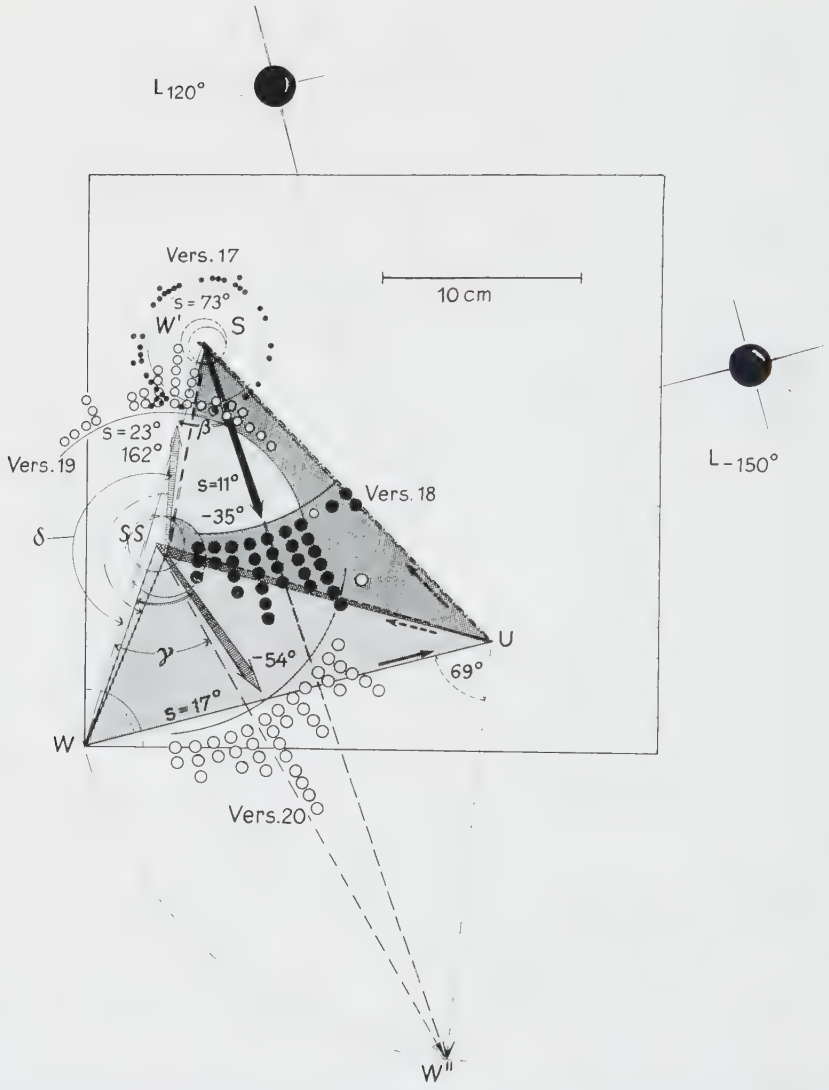



*Abb. 4:* Richtungsorientierung nach Lampenwechsel bei U und Vektorhypothese über die Heimkursbestimmung. Im Anschluß an 2 Kontrolläufe bei L(±120) bzw. L(∓150): Lampenwechsel auf L(∓150) in Versuch 17 bzw. L(±120) in Versuch 18 (schwarze Punkte); Startbereiche in S. Im Anschluß an 2 Kontrolläufe bei L(±120) bzw. L(∓150): Lampenwechsel auf L(∓150) in Versuch 19 bzw. L(±120) in Versuch 20 (weiße Punkte); Startbereiche in SS. W′: Ort der vermeintlichen Warte auf der an WU angelegten Kompromißrichtung ∢WUS = 60° (vgl. Versuch 19). W″: Ort der vermeintlichen Warte auf der von U ausgehenden Kompromißrichtung ∢WUW″ = −69° nach Lampenwechsel gegen den Zeigersinn. Hypothetische Kurswinkel: $\beta$ = ∢WSW″ = −35° (vgl. Versuch 18); $\gamma$ = ∢W,SS,W″ = −48° (vgl. Versuch 20)

Wurde gegen den Zeigersinn bei U umgeschaltet und der Heimkurs bis S fortgesetzt, so schlugen die Spinnen den mittleren Heimkurs $\beta$ = −35° ein (Versuch 18). Auch diese Richtung kommt dem hypothetischen Kurswinkel $\beta'$ −30 recht nahe, den man bei Eintragung des Winkels −60° als Kom-

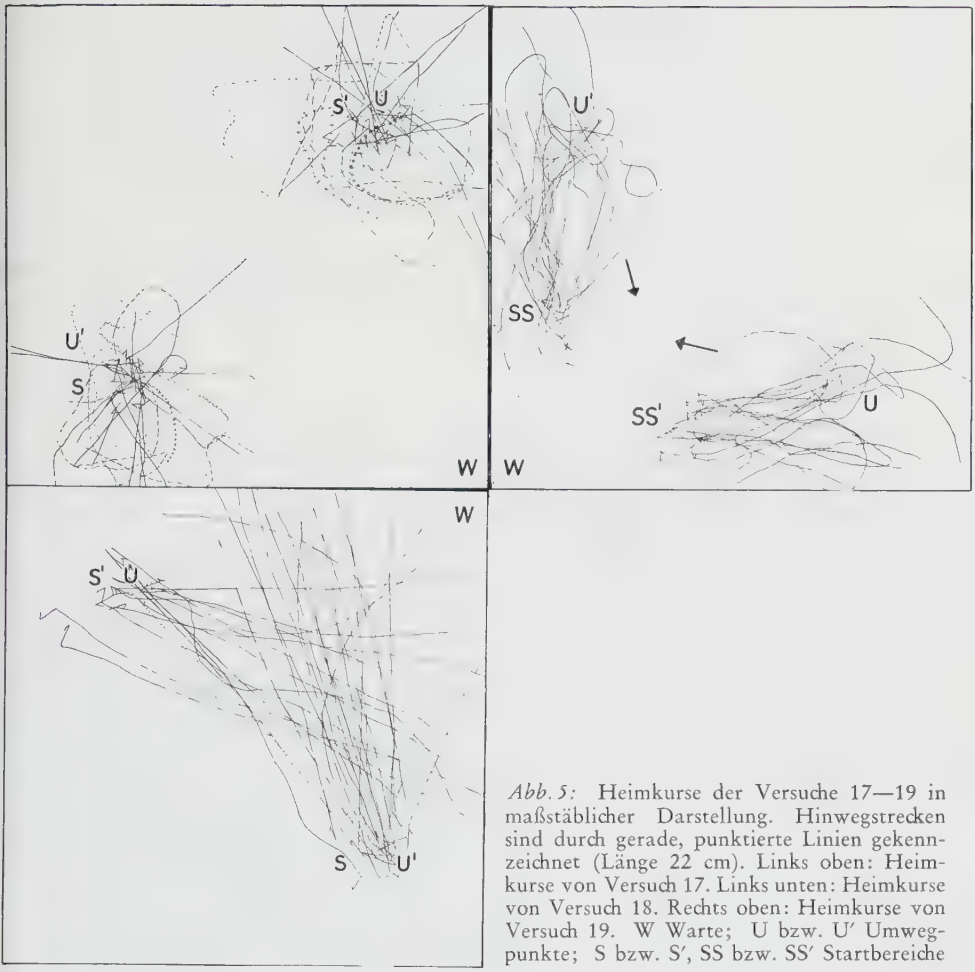



*Abb. 5:* Heimkurse der Versuche 17—19 in maßstäblicher Darstellung. Hinwegstrecken sind durch gerade, punktierte Linien gekennzeichnet (Länge 22 cm). Links oben: Heimkurse von Versuch 17. Links unten: Heimkurse von Versuch 18. Rechts oben: Heimkurse von Versuch 19. W Warte; U bzw. U′ Umwegpunkte; S bzw. S′, SS bzw. SS′ Startbereiche

promiß-Heimkurs von U erhält. Keine Differenz zwischen beiden Werten besteht, wenn für den Kompromiß-Heimkurs die größte, von MOLLER (1970) ermittelte Wartenabweichung von —69° an WU gelegt wird (Abb. 4).

Die Mittelrichtung $\beta = -54°$ der in SS beginnenden Heimkurse kommt ebenfalls dem hypothetischen Kurswinkel $\gamma = -48°$ recht nahe (Abb. 4).

Die Frage, warum sich die empirischen Kursrichtungen (Versuche 18 und 20) kaum von den hypothetischen unterscheiden, läßt sich nicht sicher beantworten, da systematische Untersuchungen über phototaxisbedingte Kursabweichungen nach gewinkelten Hinkursen fehlen. Überträgt man MOLLERS (1970) Aussagen über die Richtungsabhängigkeit des Laufes vom Azimut der Lichtquelle, die allerdings nur auf Befunde nach geraden Hinkursen beruhen, auf den hier vorliegenden Sachverhalt, so läßt sich obige Frage im Fall des Versuchs 18 mit dem Hinweis beantworten, daß die Lage der Fixierstelle nahe dem hinteren Körperpol der heimkehrenden Spinne keine phototaxisbedingten Abweichungen entstehen läßt. Im Fall des Versuchs 20 bietet die entsprechende Betrachtung aber keinen Ansatz für eine Erklärung. Dennoch ist die hier aufgestellte Vektorhypothese — insgesamt gesehen — in befriedigendem Maße

wahrscheinlich gemacht worden. Diese Hypothese besagt: Die Spinne steuert den Kurs zur vermeintlichen Warte, deren Raumlage sie aus dem Verlauf des Hinkurses unter ständig gekoppelter Verarbeitung mit dem optischen Reizeingang in einer durch Vektoraddition formal beschreibbaren Weise bestimmt.

In den folgenden Versuchen 21—26 (Abb. 6) gleichen die Versuchsbedingungen denen der Versuche 15 und 16; die Spinnen werden jedoch im

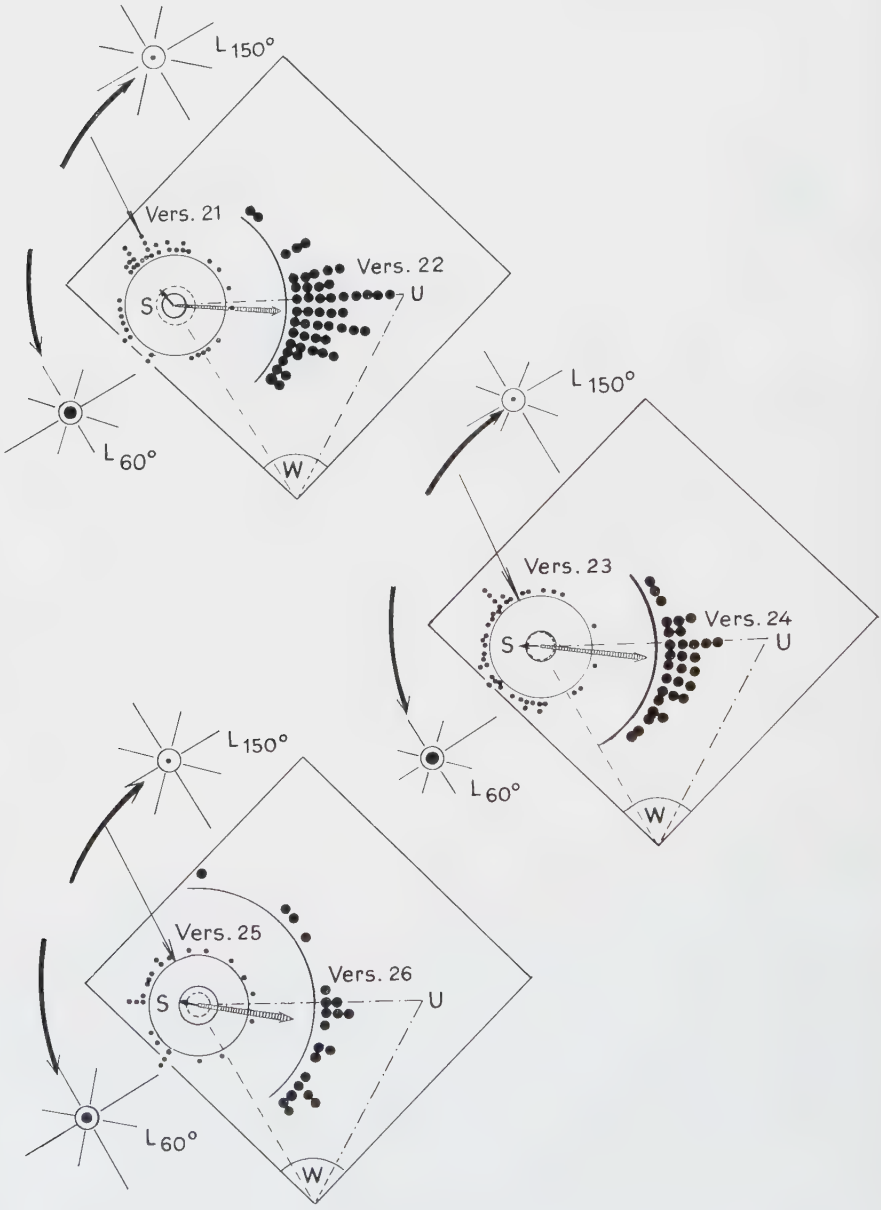



*Abb. 6:* Richtungsorientierung nach Lampenwechsel bei U und nach kurzer Unterbrechung des Netzkontaktes bei S. Oben: Normaltiere, Mitte: Tiere ohne Hauptaugen, unten: Tiere ohne Nebenaugen. Auf S weisende Pfeile: Lichteinfallsrichtungen nach Lampenwechsel im Zeigersinn

*Tab. 4* (Abb. 6): Mittelrichtungen nach Umschalten vor Vollendung gewinkelter Hinkurse und nach Unterbrechung des Netzkontaktes

| Versuch | Blendung | Umschaltung | Mittelrichtung | Streuung der | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | | Läufe | Absetzrichtungen |
| 21 | keine | L( 60) ⟶ L(150) | ß = -171° | s = 62° | (s = 79°) |
| 22 | keine | L(150) ⟶ L( 60) | ß = - 55° | s = 18° | (s = 68°) |
| 23 | Hauptaugen | L( 60) ⟶ L(150) | ß = 121° | s = 62° | (s = 80°) |
| 24 | Hauptaugen | L(150) ⟶ L( 60) | ß = - 53° | s = 18° | (s = 72°) |
| 25 | Nebenaugen | L( 60) ⟶ L(150) | ß = 135° | s = 65° | (s = 72°) |
| 26 | Nebenaugen | L(150) ⟶ ( 60) | ß = - 50° | s = 33° | (s = 70°) |

Startbereich aus dem Netz gehoben und dort — zufällig ausgerichtet — abgesetzt.

Im Gegensatz zu Versuch 15 weisen die Richtungsverteilungen der Versuche 21, 23 und 25 schwache Richtungspräferenzen auf (Rayleigh-Test: $P < 1\%$). Die Streuungswerte kommen denen der optischen Grundorientierung ohne vorausgegangene Wartenbelichtung gleich (vgl. Dornfeldt 1975). Die extrem große mittlere Wartenabweichung und der hohe Streuungswert lassen keinen Zweifel daran, daß die Läufe nicht mehr photomenotaktisch, sondern grundorientiert sind. Somit bestätigt sich auch hiermit die These, daß die Spinnen den fiktiven Wartenbereich in den Startbereich projizierten. Während aber bei den Grundorientierungsversuchen (l. c.; Moller 1970) die negative Phototaxis dominierte, stellten sich die ungeblendeten Spinnen in Versuch 21 vorzugsweise in die der Lichtquelle zugewandte Kreishälfte ein und wichen im Mittel kaum von der Lichteinfallsrichtung ab. Auch in den Verteilungen der teillackierten Spinnen in den Versuchen 23 und 25 wendeten sich die Tiere vornehmlich, wenn auch nicht in dem Maße wie im unlackierten Zustand, in die der Lichtquelle zugewandte Arenahälfte, so daß auch in diesen Fällen die positive Phototaxis vorherrschend zur Geltung kam.

Es stellt sich die Frage: Wie erklärt sich das Vorherrschen der positiven Phototaxis? Da sich die ungeblendeten Spinnen nach Lichtentzug während des Hinkurses vorwiegend negativ phototaktisch einstellten, sind die aktuellen Lichtverhältnisse nicht allein für die jeweils herrschende Phototaxisstimmung verantwortlich zu machen. Die wesentliche Ursache für das Auftreten der positiven Phototaxis dürfte vielmehr in der Reizvorgeschichte liegen, insbesondere in der Lage der Fixierstelle während des Hinkurses vom Umschaltort bis zum Startbereich. Gemäß der oben dargelegten Vektorhypothese entspricht dieses Kursstück dem mittleren Heimkurs, den die Spinne von U aus einschlagen würde. Dabei sah die Spinne die umgeschaltete Lampe unter dem Azimutalwinkel von 60° in bezug auf die Körpermediane, also im vorderen Sehbereich, so daß auf Grund der Befunde von Moller (1970) zur Lichtquelle gerichtete Abweichungen auftreten müßten. Derartige Abweichungen von der postulierten Heimkehrrichtung, die in der zitierten Arbeit niemals das Signifikanzniveau erreichten, führte der Verfasser (l. c.) auf überwiegende Einflüsse der positiven Phototaxis zurück. Das Vorherrschen der positiven Phototaxis in der hier gefundenen Verteilung bestätigt sowohl die Deutung des Verfassers als auch die eigene Hypothese. Auf Grund des Kursverlaufes und des Lampenwechsels war der Speicher, der die Sollwerte für den photomenotaktischen Heimkurs lieferte, schon im Startbereich entladen. So erscheint es plausibel, daß lediglich der durch die Lage der Fixierstelle im vorderen Sehbereich induzierte Systemzustand der positiven Phototaxis weiter andauerte.

Aus dem Vergleich des Versuchsergebnisses 16 mit den Ergebnissen der Versuche 22, 24 und 26 geht hervor, die mittlere Heimkursrichtung ist weder davon abhängig, ob die Spinne im Startbereich hochgehoben worden ist oder nicht, noch davon, welcher Augentyp lackiert worden ist. Der Vergleich untermauert die aus den Versuchen 1 und 2 hergeleitete Auffassung, daß der optische Reizeingang ständig mit dem Eingang der Bewegungsfolgeninformation zur Determination der Fixierrichtung des Soll-Heimkurses gekoppelt ist.

Besondere Aufmerksamkeit verdienen die Heimkursrichtungen der Spinnen mit lackierten Nebenaugen (Versuch 26). Die Längsachse der Spinne bildete auf dem Heimweg einen Azimutalwinkel von 140° mit der Lichtrichtung der umgeschalteten Lampe L(60), so daß nach den Sehfeldausmessungen (DORNFELDT 1975) die Lampe in den meisten Fällen auf dem Heimkurs unsichtbar war. In diesen Fällen stellte sich die Spinne in den Heimkurs ein, indem sie sich nach dem Absetzen aus einer Ausgangslage, in der sie die Lampe zu sehen vermochte, um den kommandierten Sollwinkel drehte, ohne daß optische Rückkopplung möglich war. Die hochsignifikante Streuungszunahme (W-Test: $P < 0{,}1\,\%$) weist darauf hin, daß die Orientierungsgenauigkeit — wahrscheinlich wegen des Ausfalls der optischen Rückkopplungsmöglichkeit — stark vermindert war. — Vergleichbare Einstellbewegungen sind bei Springspinnen nachgewiesen, die ein bewegtes Objekt exakt fixieren können, gleichgültig, ob während ihrer Einstellbewegungen visuelle Rückkopplungsmöglichkeit besteht oder nicht (LAND 1971).

Es stellt sich noch die Frage, warum die Tiere in Versuch 17 bei ungestörter Bewegungsfolge die negative Phototaxisrichtung nicht in signifikantem Maße bevorzugen, obwohl die Lage der Fixierstelle im Sehbereich „schräg hinten" auf dem zweiten Hinwegstück starke negative Phototaxistendenzen erwarten läßt. Diese Erwartung ist in den Ausgängen der Versuche 27 und 28 erfüllt, bei denen die Lampenazimute und Hinkurse denen von Versuch 17 glichen, jedoch 3 runde Netze ($\varnothing$ 50 cm) verwendet wurden und die Reizvorgeschichte eine andere war (kein alternativer Lampenwechsel; kurze gerade Hinwege in den Kontrollen vor dem Umschalten).

Wie aus Abb. 7 ersichtlich ist, orientierten sich die Spinnen bevorzugt negativ phototaktisch, gleichgültig, ob der Startbereich in der Netzmitte oder in der Nähe des Netzrahmens lag (RAYLEIGH-Test: $P < 0{,}1\,\%$). Die Streuungswerte haben die gleiche Größenordnung wie die Streuungswerte der Grundorientierungsverteilungen; die Läufe zeigen früher oder später ausgeprägte Richtungswechsel. Jedoch weisen noch 69 % der Läufe einen angenähert geraden Verlauf auf.

In dem Versuch 29 (Abb. 7) wird bei sonst gleichen Versuchsbedingungen wie in den beiden Versuchen 27 und 28 die Lampe von L(—120) auf L(—30) gewechselt. Da die umgeschaltete Lampe auf dem zweiten Hinkursabschnitt ebenso wie in den Versuchen 27 und 28 schräg hinten fixiert worden ist, ist die gleiche negative Phototaxistendenz wie in den vorstehenden Versuchen zu erwarten. Die Spinnen waren in der Tat nach 5 cm Laufkurvenlänge in gehäuften Maße negativ phototaktisch eingestellt; sie verringerten im weiteren Bewegungsablauf ihre Wartenabweichungen etwas, die dann im Mittel recht genau in die Fortsetzungsrichtung der letzten Hinkursstrecke wiesen, die auch die Spinnen in dem Versuch 28 in gehäuftem Maße einschlugen. Noch 42 % der Läufe sind gerade gerichtet.

Ob diese Kurshalte-Tendenz eine idiothetische Grundorientierung („Laufen geradeaus") zur Ursache hat oder ob sie eine Modifikation des Orientierungsvermögens auf Grund vorher erworbener Informationen über die Wartenlage darstellt, bleibt dahingestellt. Das unterschiedliche Durchschlagen der

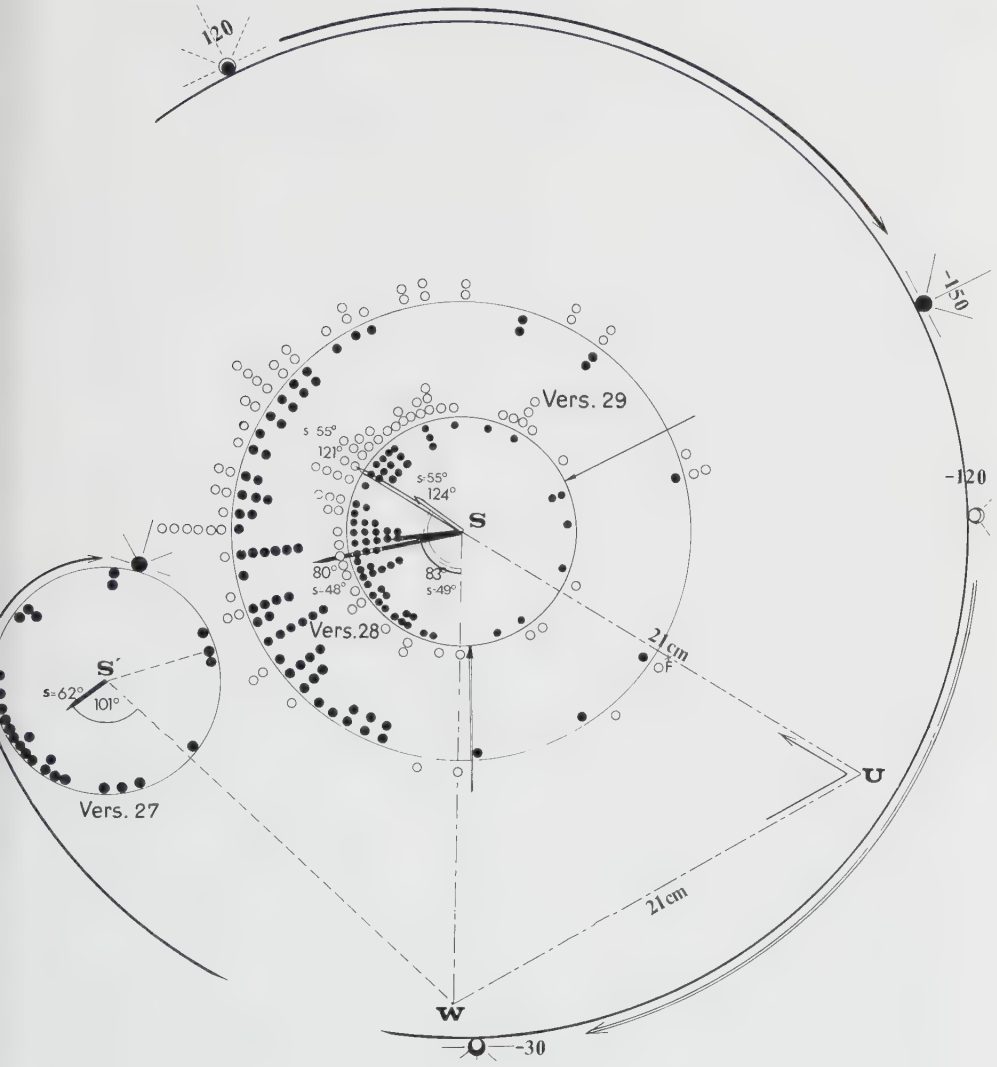



*Abb. 7:* Richtungsorientierung nach Lampenwechsel um 90° am Punkt U auf runden Netzen. Die Heimkursrichtungen bei 5 cm (kleiner Kreis) und nach 10 cm (größerer Kreis) Kurvenlänge sind in den Diagrammen dargestellt. Schwarze Punkte und Pfeile: Versuche 27 u. 28: Lampenwechsel von L(120) auf L(—150). Weiße Punkte und weiße Pfeile: Versuch 29: Lampenwechsel von L(—120) auf L(—30). Auf S weisende Pfeile: Lichteinfallsrichtungen. Hinkurse der Kontrollen führen auf geradem Wege nach F

negativen Phototaxis bei gleichen Azimuten unter verschiedenen Rahmen- und Kontrollaufbedingungen spricht ebenso wie die bei verschiedenen Lampenazimuten, sonst aber gleichen Bedingungen beobachteten unterschiedlichen Tendenzen, von der Kurshalte-Richtung abzuweichen, für ein Hineinspielen von auf früheren Exkursionen gewonnenen Informationen, die für das Auffinden der Warte nützlich sind. Es erscheint kybernetisch plausibel und biologisch relevant, daß nach Ausfall des photomenotaktischen Heimfindesystems normalerweise nicht verwertete, redundante Information Bedeutung in einer

Strategie des Heimfindens gewinnt. So liegt kein Grund vor, die oben aufgestellte Hypothese in Frage zu stellen.

### 3.3 Die Entfernungsorientierung als integrierender Bestandteil des Wirkungsgefüges des Heimfindevermögens

Stellt sich ein Organismus durch Drehung um seine Hochachse in bezug auf einen richtenden Reiz ein, so spricht man nach wie vor von Taxis (KÜHN 1919). Von dieser auch als Richtungsorientierung bezeichneten Orientierungsform scheidet man begrifflich die Translations- oder Entfernungsorientierung, für die aus Gründen sprachlicher Symmetrie die Bezeichnung „Elasis" vorgeschlagen worden ist (JANDER 1970). Beim Heimkursverlauf der Trichterspinne sind die Richtungs- und Entfernungsorientierung am Anfang des Heimkurses nicht sauber voneinander zu trennen, weil die Ausrichtung der Körperlängsachse in dem Lichtreizfeld mit einer Translationsbewegung verknüpft ist (GÖRNER 1972).

Um das Wirkungsgefüge des Heimfindevermögens verstehen und die Bedingungen der Reproduzierbarkeit von Befunden über die Richtungsorientierung beschreiben zu können, bedarf die Frage einer Antwort, ob und wie der Heimkurs von einem Entfernungsspeicher kontrolliert wird.

22 der 35 Heimkurse von Versuch 19 verlaufen im Mittel 8,6 cm geradlinig und ändern sodann mehr oder weniger deutlich ihre Richtungen. Diese Strecke ist um 22 % kürzer als die Entfernung des hypothetischen Zielortes (W′ in Abb. 4) vom Startbereich SS. Der Einwand, die Richtungsänderungen kämen nur zufällig dem hypothetischen Zielort nahe und seien etwa durch Ermüdung erklärbar, läßt sich durch den Vergleich mit den Heimkursen von Versuch 18 entkräften, die mit drei Ausnahmen quer über das ganze Netz geradlinig verlaufen, d. h. selbst nach einer durchschnittlichen Weglänge von 20 cm noch keine Richtungsänderung aufweisen. Es kann daher kaum einen Zweifel geben, daß die Umorientierungen in Zusammenhang mit der dort erwarteten Ankunft in oder vor dem vermeintlichen Wartenbereich stehen. Man wird folgern, daß das Wirkungsgefüge des Heimfindevermögens die Entfernungs- und die Richtungsorientierung als integrierende Bestandteile enthält.

Vorausgesetzt, der Hinkurs bis zum Ort des Umschaltens ist für alle Hinkurse der gleiche, so ist zu fordern, daß die Spinne den vermeintlichen Wartenbereich an der gleichen Netzstelle ansteuert, von welchem Ort des Netzes sie auch starten mag. Bei geeigneter Wahl der Startbereiche müßten die Heimkurse in einem Bereich zusammenlaufen, dessen Lage Aufschlüsse über die Entfernungsorientierung geben würde. Diese Überlegung liegt den in Abb. 8 beschriebenen Versuchen 30—33 zugrunde.

Sehr häufig ändern sich die Heimkursrichtungen schon nach kurzen Distanzen. Das übliche Auswertungsverfahren durch Anlegen einer 10 cm langen Meßsehne ist daher in den Versuchen 30—33 unbrauchbar. Statt dessen werden vom Startpunkt des registrierten Heimkurses die Kurvenlängen 5 cm, 10 cm, 15 cm (und 20 cm für die Heimkurse von $S_1$) durch Abrollen eines Landkarten-Streckenmessers ausgemessen. Die bestimmten Endpunkte werden auf Millimeterpapier übertragen und ihre Koordinaten gemittelt. Diese Mittelpunkte werden untereinander und mit dem ebenfalls durch Koordinatenmittelung bestimmten Mittelpunkt des Startbereiches der betreffenden Schar von Heimkursen verbunden. So erhält man die in Abb. 8 dargestellten Polygonzüge als Näherungen für die mittleren Heimkurse.

Aus Abb. 8 ist ohne Mühe erkennbar, daß sich die von den vier Startbereichen ausgehenden mittleren Heimkurse einem relativ eng begrenzten,

durch den Doppelkreis gekennzeichneten Bereich nähern. Der Mittelpunkt dieses Konvergenzkreises hat einen um 22 % kürzeren Abstand vom Umschaltort als die Wartenecke. Daher läßt es sich leider nicht schlüssig entscheiden, ob die Spinnen bereits diesen durch den Kreis gekennzeichneten Bereich als fiktiven Wartenbereich bewerten.

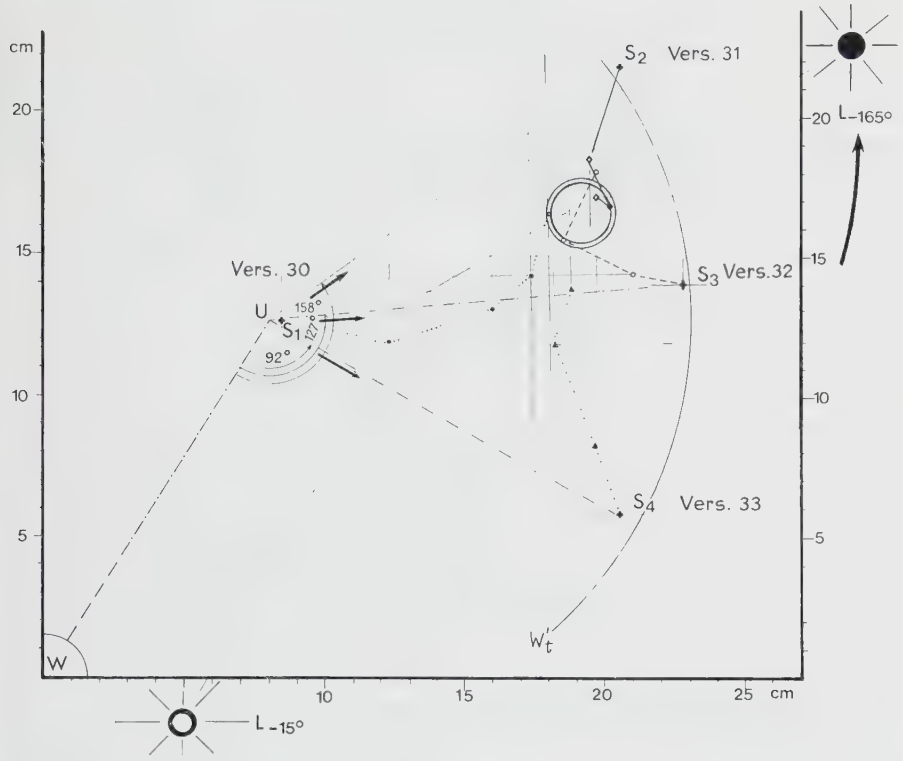



*Abb. 8:* Polygonzüge der in $S_1$, $S_2$, $S_3$ und $S_4$ startenden mittleren Heimkurse nach Lampenwechsel bei U (zur Auswertung siehe Text!). $W_t'$: geometrischer Ort für den erwarteten Abstand der vermeintlichen Warte: Doppelkreis: Konvergenzbereich der Heimkurse. Die achsenparallelen Kreuze geben die Streuungen der Koordinaten der Meßpunkte an (Anzahl: n = 12 Läufe von $S_1$, n = 12 für Läufe von $S_2$, n = 15 für Läufe von $S_3$, n = 17 für Läufe von $S_4$)

Bemerkenswert ist ferner, daß dieser Kreismittelpunkt mit dem Umschaltort und der Wartenecke einen Winkel bildet, der kleiner als die optische Sollrichtung, aber größer als die von Moller (1970) bei Umschalten um 150° im Startbereich unter anderen Lampenazimuten ermittelte Kompromißrichtung von 122° ist. Die Wartenabweichung des in $S_1$ (s. Abb. 9) beginnenden mittleren Heimkurses stimmt bei der Kurvenlänge von 10 cm gut mit Daten Mollers überein. Der Kursverlauf im ganzen läßt erkennen, daß nach Umschalten im Startbereich die Wartenabweichungen um so größer werden, je weiter sich die Tiere vom Startbereich entfernen. Dieser Bewegungsablauf zeigt einmal mehr die zeitabhängige Variation der Richtungsorientierung gegenüber einer versetzten Lampe. Zugleich macht er evident, daß Richtungsdaten, die man mit dem üblichen Auswertungsverfahren durch Anlegen einer Meßsehne von 10 cm gewinnen würde, fehlerhaft wären. Auf diese z. B. in der Arbeit (l. c.) nicht

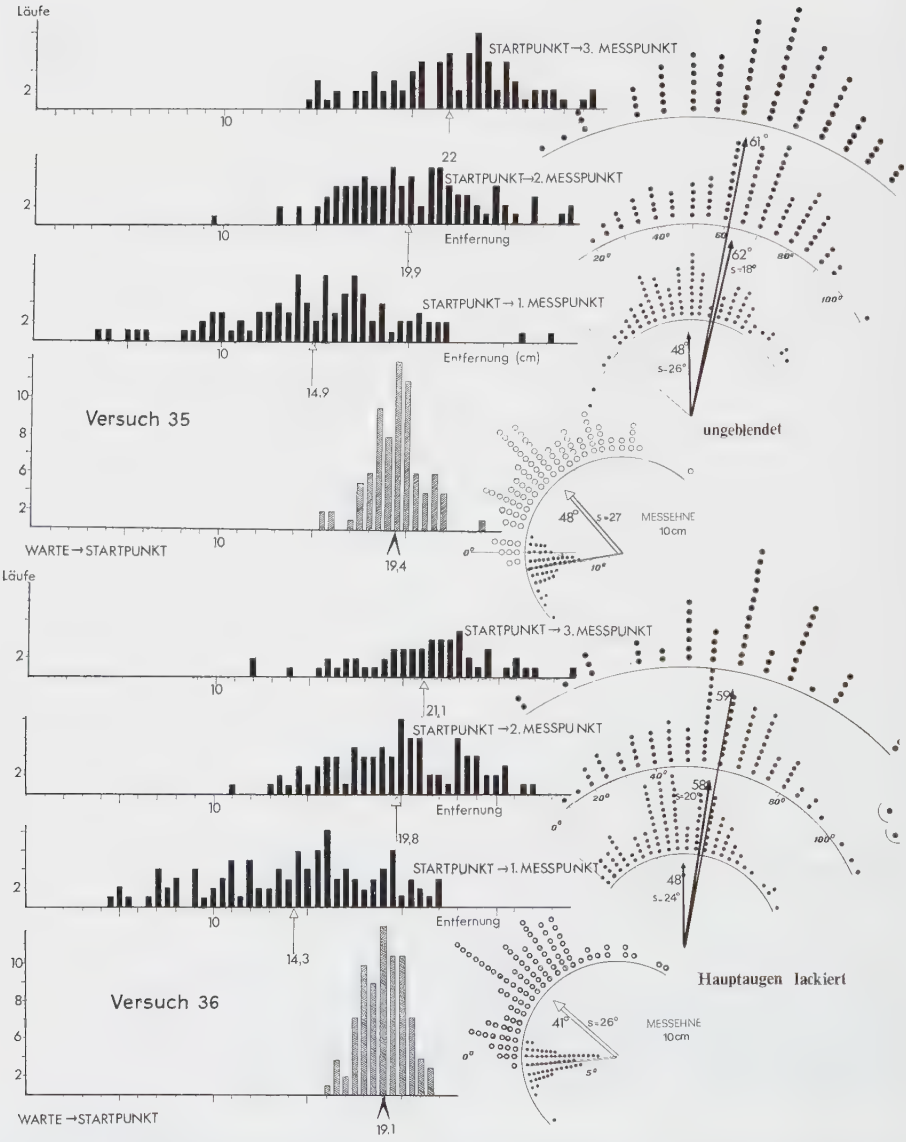



*Abb. 9:* Entfernungs- und Richtungsorientierung nach Lampenwechsel von L(90) auf L(180). Links: Entfernungsorientierung; schraffierte Säulen: Hinweglängen; schwarze Säulen: Abstände der im Text definierten 1., 2. und 3. Meßpunkte von den Startpunkten. Rechts: Schwarze Punkte außerhalb der kleinen, mittleren und großen Kreisdiagramme: Wartenabweichungen, gemessen an den 1., 2. und 3. Meßpunkten. Obere Hälfte: ungeblendete Spinnen (Versuch 35). Untere Hälfte: Spinnen ohne Hauptaugen (Versuch 36)

erkannte Fehlermöglichkeit sind wahrscheinlich unterschiedliche Meßwerte zurückzuführen.

In den folgenden Versuchen 34—36 liegen die Startbereiche so, daß die Heimkurse nach Umschalten im Startbereich quer über das Netz verlaufen und die Netzregion, in welcher die Spinnen gemäß der Hypothese in „Warten-

stimmung" geraten müßten, im Regelfall weit von dem Netzrahmen entfernt und gleichmäßig strukturiert ist.

*Versuch 34:* Zweimal ergreift die Spinne an beliebigen Netzstellen jeweils eine Taufliege. Am Ende des nachfolgenden geraden Hinweges zum Startbereich wird L(∓45) mit L(±45) vertauscht usw. wie oben. Die Netze haben die üblichen quadratischen Abmessungen.

*Versuche 35—36:* Auf großen runden Netzen ($\phi$ = 50 cm) werden die Versuchstiere in zwei Kontrollen bei L(90) zum Startbereich gelockt. Im anschließenden Versuch wird dort auf L(180) umgeschaltet usw. wie oben.

In den Versuchen 35—36 hielten die Spinnen in 82 % der Läufe angenähert geradlinige Kurse ein; bei den übrigen Läufen handelte es sich um Bogen- und Doppelläufe. Bei allen Heimkursen waren früher oder später abrupte Richtungswechsel zu beobachten. Die anschließenden Kursabschnitte waren geradlinig, zickzackförmig oder bogenförmig. Häufiger verweilten die Spinnen sekundenlang an einer Stelle, um dann den Bewegungsablauf fortzusetzen, obwohl sie das vorangehende Heimwegstück kontinuierlich zurückgelegt hatten. Im Versuch 34 wiesen die Heimkurse in 63 % der Fälle Richtungswechsel innerhalb des Umkreises von 10 cm auf.

Um die registrierten Kurse einer statistischen Analyse zugänglich zu machen und den subjektiven Eindruck, daß es sich um entfernungsorientierte Suchbewegungen handelt, objektiv zu erfassen, wurden die Punkte der Richtungsänderung zur Auswertung herangezogen. Wo sich der Kurs allmählich änderte und dieser Punkt nicht unmittelbar der Kurve entnehmbar war, wurden die Tangenten an die benachbarten Kurvenstücke gelegt. Der Schnittpunkt der Halbierenden des von den Tangenten eingeschlossenen Winkels mit der Laufkurve wurde in diesem Fall als Punkt der Richtungsänderung gewertet. Die Punkte der Richtungsänderung wurden fortan in der zeitlichen Reihenfolge, in der die Spinne sie durchlief, als erste, zweite und dritte Meßpunkte bezeichnet. Jeder Meßpunkt wurde mit dem Startpunkt des Heimkurses durch eine Sehne (Radiusvektor) verbunden, deren Länge und Wartenabweichung bestimmt wurden (s. Abb. 9).

Die Verteilung der ersten Meßpunkte (Versuch 35) erwies sich als nicht normalverteilt ($\chi^2$-Test: $P < 2{,}5\,\%$). Daher wurde der nichtparametrische WILCOXON-Test für Paardifferenzen angewendet: In den Versuchen 34—36 sind die Entfernungen zwischen den ersten Meßpunkten und den Startpunkten um 25, 23 und 25 % geringer als die mit ihnen verbundenen Hinweglängen ($P < 0{,}1\,\%$, s. Tab. 5). Die Entfernungen zwischen den zweiten Meßpunkten und den Startpunkten unterscheiden sich nicht signifikant von den zugehörigen Hinweglängen ($P < 5\,\%$). Es folgt, daß die mittleren Entfernungen der ersten und zweiten Meßpunkte proportional mit den mittleren Hinweglängen wachsen. Somit wird der Einwand erneut entkräftet, daß die Spinnen nach Entfernungen, die mit dem Hinweg in keinem kausalen Zusammenhang stehen, in ungerichtete Ortsbewegungen übergehen würden. Da der gerade Kursverlauf in einem undifferenzierten Netzgebiet aufhört, scheidet jede Entfernungsorientierung auf Grund der Identifizierung und Lokalisierung von wartenspezifischen Bezugsmerkmalen als Erklärungsmöglichkeit aus. Daß trotz der beliebigen Wahl der Beuteorte in den Kontrollen von Versuch 34 die Orientierungsgenauigkeit eher besser ist als in den Versuchen 35—36 zeigt, daß der dem Heimkurs unmittelbar vorangehende Hinkurs allein für die Distanzmessung maßgeblich ist. Infolgedessen kann es keine Zweifel geben, daß auf dem Hinkurs ein zentralnervöser Wegengrammspeicher durch Verrechnung der Bewegungsfolgen- und Lichtreizinformation schrittweise aufgeladen wird und daß dieser Speicher auf dem Heimkurs derart entladen wird, daß mit jedem

zurückgelegten Wegelement ein bestimmter Bruchteil der Speicherladung abklingt, bis sie völlig gelöscht ist.

Die Hinweglängen und die Heimkursstrecken bis zu den ersten und zweiten Meßpunkten der ungeblendeten Spinnen von Versuch 35 unterscheiden sich nicht signifikant von den entsprechenden Werten der Spinnen ohne Hauptaugen von Versuch 36 (U-Test von MANN, WHITNEY und WILCOXON: $P > 5\%$). Für das Aufladen und das Entladen des Entfernungsspeichers sind also die Hauptaugen entbehrlich.

Betrachtet man in den Versuchen 35—36 die Entfernungsorientierung in Verbindung mit der Richtungsorientierung, so zeichnet sich folgendes Bild ab (s. Abb. 9). Die Mittelrichtungen der zu den ersten Meßpunkten weisenden Radiusvektoren weichen hochsignifikant weniger von der Wartenrichtung ab als die Mittelrichtungen der zu den zweiten Meßpunkten führenden Sehnen (WWF-Test: $P < 0{,}1\%$). Im weiteren Kursverlauf behalten die Mittelrichtungen den Kompromiß-Sollwinkel von ca. 60° bei. Die nach dem üblichen Verfahren ausgewerteten Wartenabweichungen fallen dagegen bei den Normaltieren hochsignifikant geringer aus als bei den teillackierten Spinnen (WWF-Test: $P < 0{,}1\%$).

Wertet man die Bogen- und Doppelläufe der Versuche 35—36 gesondert, so ergibt sich, daß die ersten Meßpunkte im Mittel um $m = 7{,}6$ cm vom Startpunkt entfernt sind und um $\beta = 34°$ von der Wartenrichtung abweichen, die zweiten Meßpunkte in der mittleren Entfernung von $m = 17{,}7$ cm von den Startpunkten unter der Mittelrichtung von $\beta = 57°$ und die dritten Meßpunkte in der mittleren Entfernung von $m = 19{,}5$ cm unter der Mittelrichtung von $\beta = 62°$ erscheinen. Das angesteuerte Ziel des Heimkurses liegt also nicht auf der vom Startpunkt ausgehenden optischen Sollrichtung, wie es MOLLER (1970) als „wahrscheinlichste" Deutungsmöglichkeit für die „Doppelläufe" vorgeschlagen hat, sondern auf der Kompromiß-Sollrichtung von 60° (bei MOLLER [1970]: 55°). Was für die geraden Läufe gilt, ist allem Anschein nach auch für die Bogen- und Doppelläufe richtig: Die vielfach aufgezeigten systematischen Abweichungen von dem Kompromiß-Sollkurs beschränken sich auf den Anfangsteil des Heimkurses; sie werden im weiteren Kursverlauf kompensiert.

Um die Genauigkeit der Entfernungsorientierung adaequat beurteilen zu können, bedarf die Frage der Erörterung, bei welchem Meßpunkt der Vorgang der Speicherentladung, die Ankunft in der vermeintlichen Warte, gerade abgeschlossen ist. Sollte die obige Auffassung über die Kompensation der systematischen Abweichungen bis zum Erreichen des zweiten Meßpunktes richtig sein, so wären die ersten Meßpunkte zum großen Teil als Punkte eines Umweges zum fiktiven Wartenbereich und die zweiten Meßpunkte als Ausdruck der Speicherentladung aufzufassen. Für diese Auffassung spricht die Übereinstimmung zwischen den Abständen der zweiten Meßpunkte von den Startpunkten und den Hinweglängen. Jedoch enthält einerseits die Menge der ersten Meßpunkte zahlreiche Punkte, deren Abstände gut mit den zugehörigen Hinweglängen übereinstimmen; und es gibt andererseits zahlreiche zweite Meßpunkte, deren Abstände von den Startpunkten die Hinweglängen schon bedeutend übertreffen. Diese Tatsache ist der Anlaß, von dem ersten und zweiten Meßpunkt jedes Heimkurses den sog. wartennächsten Meßpunkt auszuwählen (s. Tab. 5), d. h. den Meßpunkt unter den beiden ersten Meßpunkten, dessen Abstand von dem Startpunkt am besten der zugehörigen Hinweglänge entspricht. Die auf diese Weise für die Versuche 34—36 zusammengestellten Verteilungen haben (hoch) signifikante SPEARMANsche Rangkorrelationskoeffizienten, wenn man die Werte mit den individuell zugehörigen Hin-

*Tab. 5:* Ergebnisse der Versuche 34—36. Mittlere Hinweglängen und Abstände zwischen den Startpunkten und den Punkten des Richtungswechsels der Heimkurse sowie die zugehörigen SPEARMANschen Rangkorrelationskoeffizienten (Signifikanzniveaus: $P < 0{,}1\ \%$ ***; $P < 1\ \%$ **; $P < 5\ \%$ *; ferner Signifikanzniveaus bei Anwendung des WILCOXON-Tests für Paardifferenzen: $P < 0{,}1\ \%$ +++; $P < 1\ \%$ ++; $P < 5\ \%$ + bei einseitiger Fragestellung). Vers. 34: n = 75; Vers. 35: n = 90; Vers. 36: n = 91 (Hauptaugen geblendet)

| Versuch | ausgemessene Strecke | | Hinweg-länge | Distanz bis zum 1. Meßpunkt | Distanz bis zum 2. Meßpunkt | Distanz bis zum wartennächsten Meßpunkt |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 34 | Hinweglänge | 11,5 ± 0,22 cm | 1 | 0,1697 +++ | 0,1181 | 0,3667 *** +++ |
| | Distanz bis zum 1. Meßpunkt | 8,2 ± 0,30 cm | | 1 | 0,5397 *** +++ | 0,4874 *** |
| | Distanz bis zum 2. Meßpunkt | 10,8 ± 0,37 cm | | | 1 | 0,7879 *** +++ |
| | Distanz bis zum wartennächsten Meßpunkt | 10,1 ± 0,28 cm | | | | 1 |
| 35 | Hinweglänge | 19,4 ± 0,15 cm | 1 | 0,1908 +++ | 0,1946 | 0,3207 ** ++ |
| | Distanz bis zum 1. Meßpunkt | 14,9 ± 0,46 cm | | 1 | 0,5458 *** +++ | 0,4108 *** ++ |
| | Distanz bis zum 2. Meßpunkt | 19,9 ± 0,39 cm | | | 1 | 0,5779 *** +++ |
| | Distanz bis zum wartennächsten Meßpunkt | 18,6 ± 0,27 cm | | | | 1 |
| 36 | Hinweglänge | 19,1 ± 0,14 cm | 1 | 0,1508 +++ | 0,2284 * | 0,3221 ** |
| | Distanz bis zum 1. Meßpunkt | 14,3 ± 0,43 cm | | 1 | 0,4898 *** +++ | 0,2757 * ++ |
| | Distanz bis zum 2. Meßpunkt | 19,8 ± 0,40 cm | | | 1 | 0,6445 *** +++ |
| | Distanz bis zum wartennächsten Meßpunkt | 19,8 ± 0,26 cm | | | | 1 |

wegstrecken paart. Im Gegensatz dazu sind weder die ersten noch die zweiten Meßpunkte (abgesehen von Versuch 34) mit den Hinweglängen korreliert ($P > 5\ \%$). Daher scheint dieses Auswahlverfahren eine genauere Beurteilung der Qualität der Distanzmessung zu ermöglichen als die Verwendung aller zweiten Meßpunkte. Allerdings bedarf diese Auffassung der Überprüfung mit Hilfe direkter Methoden.

Um die Frage zu beantworten, ob der Ablauf des Heimkurses durch optische Reize kontrolliert wird, wird der Spinne durch Lampenwechsel eine Wartenabweichung erteilt. Nachdem die Spinne etwa 10 cm ihres Heimkurses zurückgelegt hat, wird das Licht gelöscht (Versuch 38). In der Kontrolle (Versuch 37) bleibt die Lampe brennen.

Wie der Vergleich der Versuchsausgänge (s. Abb. 10) zeigt, sind die mittleren Abstände der 1. und 2. Meßpunkte von dem Startbereich nach Lichtausschalten hochsignifikant geringer als die entsprechenden Entfernungen des Kontrollversuchs ohne Lichtausschalten (t-Test: $P < 0{,}1\ \%$). Gegenüber den Kontrollen erscheint ferner die Stabilität des Kursverlaufes im Versuch 38 erheblich vermindert.

Schreck- oder Schattenreaktionen scheiden als Erklärungsmöglichkeiten aus, weil derartige Reaktionen relativ rasch adaptieren, während das beschriebene Verhalten auch nach mehreren, schnell aufeinanderfolgenden Läufen eines Versuchstieres unvermindert stark in Erscheinung tritt.

*Abb. 10:* Heimkurse nach Lampenwechsel von L(90) auf L(180) und Wegnahme der Lichtreize bei Erreichen des Querstriches. Neben dem Heimkurs ist die Länge des vorher zurückgelegten Hinkurses gestrichelt dargestellt

Klassifiziert man die Läufe von Versuch 38 (s. Abb. 10) nach der Zahl der Links- bzw. Rechtswendungen nach dem Lichtlöschen, so ergibt sich das Zahlenverhältnis 13 : 32. Es überwiegt hochsignifikant die Zahl der Rechtswendungen ($\chi^2$-McNemar-Test: $P < 0{,}1\,\%$). Würde sich nach Wegnahme des Lichtes der umgeschalteten Lichtquelle eine idiothetische Komponente, die die Ablenkung durch eine Gegenwendung rückgängig zu machen sucht, geltend

machen, so müßten die Spinnen, die wegen des Lampenwechsels von der Wartenrichtung nach rechts abweichen, Linkswendungen ausführen. Da der Versuch das gegenteilige Ergebnis erbracht hat, entfällt diese Erklärungsmöglichkeit, die bei anderen Arthropoden nachgewiesen ist (Burger-Mittelstaedt 1972).

In den Versuchen 37—38 fixiert die Spinne die umgeschaltete Lampe L(80) im Sehbereich „schräg hinten", so daß starke negative Phototaxistendenzen zu erwarten sind. Nach Wegfall der für die negative Phototaxis maßgebenden Dreherregung durch Lichtausschalten sagt die Kompensationstheorie der Photomenotaxis (Jander 1957, 1963) Gegenwendungen auf die zuvor brennende Lampe L(180), nämlich Rechtswendungen, voraus. In der Tat trifft diese Voraussage für die Mehrzahl der Heimkurse zu. Daher gibt die Kompensationstheorie die einfachste Erklärung für den Befund. Die Störung der Entfernungsorientierung scheint daher nur eine indirekte Folge der Störung des Regelkreises der Photomenotaxis zu sein.

## 4. Diskussion

Jander (1957) konnte zeigen, daß bei der Determination der Fixierstelle bei Roten Waldameisen, die geradlinig zwischen Heim- und Puppenort hin und her laufen, außer den beiden alternierend getauschten Richtungen zweier Lampen auch deren Einwirkungsdauer verrechnet wird. Er verallgemeinerte seine Ergebnisse zu einer Integralformel; danach wird die photomenotaktische Fixierstelle bei Ameisen und Bienen durch Integration der Azimute zur Lichtquelle nach den Reizeinwirkungszeiten determiniert.

Im allgemeinen Fall beliebiger Hinkurse ist die Integration über die Lichtwinkel jedoch nicht hinreichend für die Bestimmung der Fixierstelle auf dem Heimkurs, wohl aber die Integration der Produkte der Sinus- und Cosinuskomponenten der Azimute mit den Laufgeschwindigkeiten nach der Zeit (v. Helversen aus H. und M. L. Mittelstaedt 1973) oder die Integration der Sinus- und Cosinuskomponenten der Azimute nach der Streckenlänge (H. und M. L. Mittelstaedt 1973).

Den letztgenannten Verrechnungsmodus sahen H. und M. L. Mittelstaedt (l. c.) für die Aufladung des „Mittelkursspeichers" vor, der die Sollwerte für die Einregelung in den Heimkurs liefert. Diese in Gestalt zweier Blockdiagramme formulierte Hypothese greift allein auf die bereits publizierten empirischen Befunde (Görner 1958, 1966; Moller 1970) zurück. Im Hinblick auf den vorliegenden Problemkreis ist das Blockdiagramm (H. und M. L. Mittelstaedt 1973, Abb. 5) über die Richtungsorientierung nach Lampenwechsel diskussionswürdig.

In diesem Blockdiagramm sind ein Eingang für den idiothetischen Azimut und ein Eingang für den optischen Azimut vorgesehen. Jeder Eingang wird in seine Bikomponenten (Sinus, Cosinus) zerlegt und in bestimmter Weise gewichtet. Sowohl die gewichteten Sinus- als auch die Cosinuskomponenten werden jeweils addiert und normiert. Die beiden Summen sind die Ist-Werte ($x_{ist/norm}$; $y_{ist/norm}$). Sie gehen in den Mittelkursspeicher ein und werden dort nach der Wegstrecke integriert. Die Integrationsresultate bilden nach Vorzeichenumkehr die Sollwerte ($x_{soll}$, $y_{soll}$) für die Heimkurseinstellung. Die Einstellung in den Heimkurs ist ein Regelvorgang, und zwar dreht sich das Tier um seine Hochachse, bis die Zahlengröße $(G)\text{-}x_{ist/norm}\ y_{soll} + y_{ist/norm}\ x_{soll}$ verschwindet.

Besonders folgende Aspekte der Hypothese bedürfen einer Betonung.

1. Ob die additive Verrechnung der Bikomponenten den tatsächlichen Gegebenheiten entspricht, wie es angenommen worden ist, wäre künftig zu untersuchen.

2. Dank dem Normierungsprozeß wird die Hypothese formal anwendbar, wenn Teile des Hinkurses im Dunkeln zurückgelegt sind (Versuche 11 und 12).

3. Optische und idiothetische Orientierung werden nicht als zwei getrennte Wirkungsgefüge aufgefaßt, deren Drehtendenzen sich superponieren und deren Summe schließlich die Motorik steuert. — Zu diesem Schluß gelangten die Autoren (l. c.) auf Grund einer quantitativen Prüfung der publizierten empirischen Befunde (GÖRNER 1966). Er ist ebenso wie die hier vorgelegten Befunde (z. B. Versuche 1 und 2) mit der bisherigen Auffassung (GÖRNER 1966, 1973; MOLLER 1970) nicht verträglich, wonach der idiothetische Orientierungsmechanismus erst beim Eintreten der Heimkursstimmung mit dem optischen Orientierungsmechanismus — ähnlich wie beim Transponieren zwischen Photomenotaxis und Geomenotaxis — gekoppelt wird.

4. Die physikalische Natur des Informationseinganges „Wegstrecke" bleibt in der Hypothese dahingestellt. — Dies wird der Tatsache gerecht, daß wir nach wie vor die Frage, ob die Laufstrecke der Spinne idiothetisch und/oder optisch gewonnen wird, nicht beantworten können. Auch die vorliegende Arbeit bringt diese Frage nicht der Beantwortung näher.

Doch zeigen diese empirischen Befunde, daß in der Tat über den Weg oder eine mit ihm eng korrelierte Größe (z. B. Energieaufwand) integriert wird. Richtungs- und Entfernungsorientierung sind integrierende Bestandteile ein und desselben Wirkungsgefüges. Das Orientierungssystem der Trichterspinne hat sich als ein Heimfindevermögen (oder eine Navigation [SCHMIDT-KOENIG 1970]) auf Grund aktiv zurückgelegter Wege und Wendungen erwiesen. Es befähigt die Spinne, auf zweckmäßigstem, nämlich auf kürzestem Wege, zur Warte zurückzukehren, ohne einen sensorischen Kontakt mit dem Orientierungsziel zu benutzen.

5. Der kybernetischen Hypothese liegt ein vermaschtes Regelsystem zugrunde. — Diese Annahme ist noch nicht genügend empirisch abgesichert. Mindestens während der ersten Wendebewegungen zur Ausrichtung in den Heimkurs ist die Rückwirkung der Bewegungsrichtung (Ausgang) auf die Lichtrichtung (Eingang) wegen des schnellen Bewegungsvollzugs (140 ms) nicht wahrscheinlich (GÖRNER 1972). Als weitere Möglichkeit ist denkbar, daß die Einstellung in den Heimkurs kein stetiger Kreisprozeß ist, sondern vielmehr eine Serie von Steuerungen, wie sie für Abtastregelungen charakteristisch ist.

6. Um die Verträglichkeit der MITTELSTAEDTschen Hypothese mit den empirischen Befunden dieser Arbeit zu beurteilen, sei als ungefährer Mittelwert für alle Wartenabweichungen nach Lampenwechsel um 90° am Ende eines geraden Hinweges der Winkel 60° in den Ausdruck eingesetzt, der das Systemgleichgewicht bei erfolgter Heimkurseinstellung beschreibt.

Vorausgesetzt, die Spinne weiche auf dem ersten Hinkursstück nicht von der optischen und idiothetischen Bezugslinie ab, dann ergibt sich $L = E\sqrt{3}$ als Funktion zwischen der Gewichtsfunktion E (für die Bewertung des idiothetischen Azimuts) und der Gewichtsfunktion L (für die Bewertung des optischen Azimuts). Idealisiert man die Bedingungen der Versuche 17—20 „Lampenwechsel vor Vollendung des gewinkelten Hinkurses" etwas, indem man von geringen Differenzen zu den Größen des gleichseitigen Dreiecks absieht, und

setzt man die obige Beziehung in das Gleichungssystem (G) ein, so erhält man folgende theoretische Heimkurswinkel:

6.1 Bei dem nach links abgewinkelten Hinkurs über zwei Seiten eines gleichseitigen Dreiecks ergibt sich
6.1.1 bei Umschalten nach rechts (vgl. Versuche 17 und 29; eigene Hypothese: $\beta$ unbestimmt): $\beta = -60°$;
6.1.2 bei Umschalten nach links (vgl. Versuch 18; eigene Hypothese: $\beta = -30°$): $\beta = -30°$.

6.2 Bei dem nach links abgewinkelten Hinkurs über eine Seite und Höhe eines gleichseitigen Dreiecks erhält man
6.2.1 bei Umschalten nach rechts (vgl. Versuch 19; eigene Hypothese: $\beta = 180°$): $\beta = -165°$;
6.2.2 bei Umschalten nach links (vgl. Versuch 20; eigene Hypothese: $\beta = -41°$): $\beta = -45°$).

Die theoretischen Heimkurswinkel sind in befriedigendem Maße den empirischen Wartenabweichungen angenähert.

7. Angenommen, der Mittelkursspeicher bestimmt laufend die Sollwerte, dann liefert das Wirkungsgefüge eine Entfernungsorientierung. — Der Nachweis einer Entfernungsorientierung ist mit dieser Arbeit erbracht. Die Möglichkeit der Entfernungsbestimmung auf Grund der geringen Parallaxenverschiebungen der 1,75 m entfernten Lichtquelle ist unter Normalbedingungen nicht gegeben und daher extrem unwahrscheinlich. Somit erscheint die aus der kybernetischen Hypothese abzuleitende Erklärung der Entfernungsorientierung als schrittweises Entladen des Mittelkursspeichers am wahrscheinlichsten zu sein.

Daß eine Entfernungsorientierung auch im Wirkungsgefüge anderer Kurseinstellungen eine Rolle spielt, ist eine naheliegende Annahme; ob sie für die Suchkurse, die dem Wiederauffinden einer im Netz zurückgelassenen Beute dienen und deren Richtungsorientierung bereits nachgewiesen ist (Görner 1958), zutrifft, wäre zu untersuchen.

8. Die Wartenabweichungen, die die Mittelstaedtsche Hypothese voraussagt, sind von der Wahl der Bezugsrichtungen auf der ersten Wegstrecke abhängig. — Die eigene Hypothese vermeidet diesen Nachteil und zudem den erheblichen Rechenaufwand. Sie ermöglicht durch einfache vektorielle Darstellung in der Zeichenebene eine vom Azimut-Bezugssystem unabhängige Bestimmung der Heimkurse nach Richtung und Entfernung.

Gemäß dieser Hypothese wird der Vektor, der die Warte W mit dem Ort P verbindet, bei dessen Erreichen die Lampenposition (z. B. um 90°) gewechselt wird, im gleichen Sinne wie der Lampenwechsel, aber um einen kleineren Winkel (in dem Beispiel um ca. 60°) um den Fixpunkt P gedreht. Der gedrehte Vektor weist auf den fiktiven Wartenpunkt W'. W' ist Zielpunkt sämtlicher Heimkurse, gleich welchen Hinkurs die Spinne nach dem Lampenwechsel genommen hat.

## Zusammenfassung

1. Die Trichterspinne *Agelena labyrinthica* (Cl.) bestimmte ihre Heimkurse, indem sie jedes Wegelement des Hinkurses in unmittelbarer und ständiger Interaktion mit dem Azimut des einfallenden Lichtes verrechnete und die Resultate aufsummierte.

2. Eine Vektorhypothese über die Determination des Heimkurses nach Richtung und Entfernung wurde verifiziert: Wurde der Lampenazimut um

90° verlagert, sobald die Spinne einen bestimmten Ort auf dem Netz erreicht hat, so wurde der Heimkursvektor, den die Spinne von dort aus einschlagen würde, etwa um 60° in dem gleichen Sinne verlagert. Dadurch rückte das Kursziel von der Warte in einen vermeintlichen Wartenpunkt. Wurde der Hinkurs auf beliebigem Wege fortgesetzt, so war dieser vermeintliche Wartenpunkt auch der Endpunkt des Vektors, der den tatsächlich vollzogenen Heimkurs beschreibt.

3. Läufe, die vom vermeintlichen Wartenpunkt ausgingen, wiesen keinen geraden Verlauf sowie keine oder sehr schwache Vorzugsrichtungen auf, die auf den während des vorangehenden Hinkurses vorherrschenden Phototaxiszustand zurückgehen.

4. Erfolgte die Unterbrechung des Netzkontaktes erst nach dem Lampenwechsel, so hatte sie keinen Orientierungseinfluß.

5. Die nach Lampenwechsel gemessenen Heimkursabschnitte bis zu den Punkten der Richtungsänderungen waren den mittleren Hinweglängen proportional; sie wurden daher als Indikator der Entfernungsorientierung gewertet.

6. Im Gegensatz zu allen anderen bisher veröffentlichten Hypothesen über die photomenotaktische Orientierung von Arthropoden ist die MITTELSTAEDTsche Hypothese über das Heimfindevermögen von *Agelena*, die meiner Vektorhypothese ähnlich ist, mit den Befunden dieser Untersuchung verträglich.

## Summary


### The Control System of Homing in the Spider *Agelena labyrinthica* (Cl.)

1. The spider *Agelena labyrinthica* Cl. determined its home direction by integrating the information of each element of the outgoing path to the prey in continuous interaction with the incident light.

2. A vector hypothesis explaining how the direction and the length of the homing track was determined was verified: if the azimuth of the incident light was displaced by 90° as soon as the spider had reached a certain point on the web, the vector of the theoretical course originating from this point was rotated by about 60°. The end point of this rotated vector ("fictitious retreat point") was not only the goal for the homing course from this point, but also for the course originating from any other point of the web.

3. Spiders starting at the fictitious retreat point did not keep straight courses. Their movements were either at random or they were directed in slightly preferred directions caused by the phototactic influence of the previously performed outward course.

4. If the light had been displaced before the spider was lifted from the web, the lifting had no effect on the orientation performance.

5. The mean distance between the points of direction changes and the starting points varied linearly with the mean length of the outward course; therefore these distances were used as an indication for the distance orientation.

6. Contrary to all other formerly published hypotheses on the photomenotactic orientation of arthropods MITTELSTAEDTS' hypothesis about the homing of *Agelena*, which is similar to my vector hypothesis, is compatible with the data compiled by this investigation.

## Literaturverzeichnis

Batschelet, E. (1965): Statistical methods for the analysis of problems in animal orientation and certain biological rhythms. Amer. Inst. Biol. Sci., Washington D.C. • Batschelet, E. (1972): Recent statistical methods for orientation data. In: NASA-Symposium „Animal orientation and navigation". S. R. Galler, K. Schmidt-Koenig, G. J. Jacobs, R. E. Belleville (Eds.), p. 61—91 • Burger-Mittelstaedt, M. L. (1972): Idiothetic course control and visual orientation. In: Information processing in the visual system of arthropods. Wehner, R. (Ed.). New York, Heidelberg, Berlin: Springer • Dornfeldt, K. (1975): Die Bedeutung der Haupt- und Nebenaugen für die photomenotaktische Orientierung der Trichterspinne *Agelena labyrinthica* (Cl.). Z. Tierpsychol. **38**, 113—153 • Görner, P. (1958): Die optische und kinästhetische Orientierung der Trichterspinne *Agelena labyrinthica* (Cl.). Z. vergl. Physiol. **41**, 111—153 • Görner, P. (1966): Über die Kopplung der optischen und kinästhetischen Orientierung bei den Trichterspinnen *Agelena labyrinthica* (Clerk) und *Agelena gracilens* C. L. Koch. Z. vergl. Physiol. **53**, 253—276 • Görner, P. (1972): Resultant positioning between optical and kinesthetic orientation in the spider *Agelena labyrinthica* (Cl.). In: Information processing in the visual system of arthropods. Wehner, R. (Ed.), p. 267—274. New York, Heidelberg, Berlin: Springer • Görner, P. (1973): Beispiele einer Orientierung ohne richtende Außenreize. Fortschr. Zool. **21**, Heft 2/3 • Jander, R. (1957): Die optische Richtungsorientierung der Roten Waldameise (*Formica rufa* L.). Z. vergl. Physiol. **40**, 162—238 • Jander, R. (1963): Grundleistungen der Licht- und Schwereorientierung von Insekten. Z. vergl. Physiol. **47**, 381—430 • Jander, R. (1970): Ein Ansatz zur modernen Elementarbeschreibung der Orientierungshandlungen. Z. Tierpsychol. **27**, 771—778 • Kühn, A. (1919): Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena: Gustav Fischer • Land, M. F. (1971): Orientation of jumping spiders in the absence of visual feedback. J. exp. Biol. **54**, 119—139 • Mittelstaedt, H. (1963): Bikomponententheorie der Orientierung. Ergebn. Biol. **26**, 253—258 • Mittelstaedt, H., und M. L. Mittelstaedt (1973): Mechanismen der Orientierung ohne richtende Außenreize. Fortschr. d. Zool. **21**, Heft 2/3 • Moller, P. (1967): Die optische Orientierung der Trichterspinne *Agelena labyrinthica*: Richtungsabhängigkeit des Laufes vom Azimut der Lichtquelle. Diss. FU Berlin • Moller, P. (1970): Die systematischen Abweichungen bei der optischen Richtungsorientierung der Trichterspinne *Agelena labyrinthica*. Z. vergl. Physiol. **66**, 78—106 • Schmidt-Koenig, K. (1970): Ein Versuch, theoretische mögliche Navigationsverfahren von Vögeln zu klassifizieren und relevante sinnesphysiologische Probleme zu umreißen. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Köln • Sokal, R. R., und F. J. Rohlf (1969): Biometry. The principles in practice of statistics in biological research. San Francisco: Freeman and Company • Sokal, R. R., und F. J. Rohlf (1969): Statistical tables. San Francisco: Freeman and Company.

Anschrift des Verfassers: Dr. K. Dornfeldt, 1. Zoologisches Institut der Universität, 34 Göttingen, Berliner Str. 28.

Z. Tierpsychol., **38**, 113—153 (1975)
© 1975 Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg
ISSN 0044-3573 / ASTM-Coden: ZETIAG

*Aus der Freien Universität Berlin, Fachbereich Biologie*

# Die Bedeutung der Haupt- und Nebenaugen für die photomenotaktische Orientierung der Trichterspinne *Agelena labyrinthica* (Cl.)[1])

Von Klaus Dornfeldt

*Mit 13 Abbildungen*

*Eingegangen am 17. 4. 1974*

1972

## 1. Einleitung

Bei den Arachnidenordnungen Scorpiones, Pedipalpi, Araneae und Solifugae unterscheidet man auf Grund der Stellung der Augen auf dem Prosoma und ihrer Innervation — meist auch auf Grund ihres morphologischen und histologischen Baus — zwei Augentypen, die man als Haupt- (bzw. vordere Median-)Augen und Nebenaugen bezeichnet. Die Trichterspinne *Agelena labyrinthica* (Cl.) besitzt ein Paar gut ausgebildete Hauptaugen und drei Paare wohl entwickelte Nebenaugen. Entsprechend der Lage der Zellkörper der Sehzellen sind die Hauptaugen evers und die Nebenaugen invers. Die Nebenaugen zeichnen sich gegenüber den Hauptaugen durch den Besitz eines Tapetums aus. Ihnen fehlen aber Muskeln, die bei den Hauptaugen die Retinae seitlich verschieben können.

Von den Aufgaben dieser beiden Augentypen bei der Photomenotaxis wissen wir einiges bei der uferbewohnenden Wolfsspinne *Arctosa* (Magni und Mitarbeiter 1962, 1964), bei Skorpionen (*Androcotonus, Buthus, Buthotus, Scorpio, Euscorpius*; Linsenmair 1968, unveröff.; Jander 1965) und bei Walzenspinnen (*Galeodes, Galeodibus*; Linsenmair 1968). Abgesehen von den Walzenspinnen, bei denen menotaktische Orientierungsleistungen allein mit den Nebenaugen möglich sind, dienen bei diesen Spinnentieren ausschließlich oder überwiegend die Hauptaugen der menotaktischen Orientierung nach Lichtquellen. Bei der Trichterspinne geht der einzige bisher bekannte Funktionsunterschied zwischen beiden Augentypen auf den Nachweis zurück, daß die Trichterspinne mit ihren Hauptaugen, nicht aber mit ihren Nebenaugen die Schwingungsrichtung linear polarisierten Lichtes für die Bestimmung der

[1]) Erster Teil einer gekürzten Fassung einer Dissertation des Fachbereichs Biologie der Freien Universität Berlin. Für die Anregung und Anleitung zu dieser Arbeit sowie das kritische Interesse am Fortgang der Arbeit danke ich Herrn Prof. Dr. Görner; für die kritische Würdigung und ausführliche Diskussion der Arbeit danke ich Herrn Dr. Mittelstaedt.

Laufrichtung zurück zur Warte zu analysieren vermag (GÖRNER 1958, 1962). Angesichts dieser Befunde vermutete JANDER (1965), daß bei *Agelena* die Hauptaugen das entscheidende Sinnesorgan für die Photomenotaxis seien und den Nebenaugen nur Hilfsfunktionen bei der Phototaxis zukämen. Es ist daher die Hauptaufgabe der vorliegenden Arbeit, die Rolle der Haupt- und Nebenaugen der Trichterspinne bei der menotaktischen Orientierung nach einer Lichtquelle durch verhaltensphysiologische Versuche zu klären.

## 2. Material und Methoden

Die Versuchstiere waren reife weibliche Trichterspinnen der Art *Agelena labyrinthica* (Clerck), die entweder unmittelbar ihren Biotopen auf Westberliner Friedhöfen entnommen wurden oder im Winterhalbjahr eigenen Zuchten (vom 1. Häutungsstadium aufwärts) entstammten. Die Spinnen bauten sich ihre Netze in matt-schwarzen, im Querschnitt quadratischen Holzrahmen (30 × 30 × 10 cm). Nur horizontale Netze, deren Schlupfröhre sich in einer Rahmenecke befand, und homogen verspannte Netze wurden verwendet. Aus unvollständigen Netzen wurden geeignete Netze hergestellt, indem die fehlenden Netzstücke durch Teile anderer Netze ersetzt wurden. Aufsprühen von Wasser mit einem Zerstäuber ermöglichte das Zusammenhaften der Netzteile.

Die Versuche führte ich innerhalb einer rundzeltartigen, mit schwarzem Stoff ausgehängten Arena ($\phi$ = 300 cm; Höhe: 180 cm) aus, die sich in einem Dunkelraum befand. Auf einem Tisch in der Arenamitte war die Registriervorrichtung von GÖRNER (1962) drehbar montiert. Auf Grund des Abbildungsprinzips der Spiegelung gewährleistete sie, daß selbst bei schräger Blickrichtung die Läufe der Spinne über das Netz parallaxenfrei registriert wurden.

Als Lichtreizgeber benutzte ich handelsübliche Glühlampen: Mikroskopierlampen (8 V/48 W; Farbtemperatur: ca. 2800 K) und zur Erzeugung von hohen Intensitäten und Intensitätsprüfungen Projektorlampen (Jodquarz-Glühlampe: 12 V/100 W; Farbtemperatur ca. 3200 K). Zwei gleichartige Lampen waren 30° über dem Netzhorizont in dem Winkelabstand von 90° in der Entfernung von 175 cm von der Netzmitte montiert. Wird die Intensität der Lampe nicht vermerkt, so betrug sie 100 lx (bzw. 21,5 sb) in bezug auf die Netzmitte. Zur Abschwächung des Lichtes wurden Neutralglasfilter (Schott & Gen., Mainz, Typ NG 9: Schmelze 15045, Typ NG 11: Schmelze 15159) verwendet.

Gefensterte Pappblenden ließen das Licht nur auf das Netz fallen, während die Netzumgebung im Schlagschatten lag. Während des Experimentierens trug ich einen schwarzen Umhang und dunkelbraune Handschuhe. In Zenitnähe war 120 cm über dem Netz ein Breitstrahler ($\phi$ = 39 cm) mit roter Dunkelkammerlampe (Osram 4563 NXO 220—230 V IMP.) montiert, deren Licht die Registrierung bei ausgeschalteter Orientierungslampe ermöglichte.

Die Versuche laufen in der Regel wie folgt ab: An der als Beuteort vorgesehenen Netzstelle setze ich eine Taufliege so ab, daß sie sich nicht oder nur wenig fortbewegen kann. Sodann versetzt ein durch Wechselstrom angeregter elektrischer Summer diese Netzstelle in Schwingungen. Signalisiert durch die vermeintlichen Beutereize, begibt sich die Spinne zum Ort der Reizquelle, ergreift die Beute und gerät somit in Heimkehrstimmung. Früher oder später tritt sie dann den Heimkurs an, der jeweils registriert wird. Auf dem ganzen Hin- und Heimkurs sieht die Spinne dieselbe Lampe (Kontrollauf). In einer weiteren Kontrolle wird ebenso verfahren. Sodann wird die Spinne noch einmal bei dieser Lampe herausgelockt. Kurz bevor die Spinne die Fliege ergreift, wird die Lichtreizrichtung um 90° gewechselt. Der Lampenwechsel wird in der herkömmlichen Weise durch Stromumschalten (wie bei GÖRNER 1958, 1966 und MOLLER 1970) oder durch Betätigung von — vor die Lampen montierten — Compurverschlüssen bewerkstelligt. Zur Verschlußbetätigung dienen Wechselstrom-Hubmagnete (W BA X 006; Magnet Schultz, Memmingen), die mit einer durch Vorschalten eines Schiebewiderstandes auf ein Drittel reduzierten Netzspannung gefahren werden.

Mehrmals wird — wie in den Arbeiten von GÖRNER (1966) und MOLLER (1970) — die Methode der Unterbrechung des Netzkontaktes durch Hochheben der Spinne angewendet. Sobald die Spinne den Beuteort erreicht hat, wird ihr eine am Summer befestigte Stubenfliege als Köder dargeboten. Sie verbeißt sich in die vermeintliche Beute, wird dann aus dem Netz gehoben und nach einer Dunkelpause von mindestens 1 sec an einem vorherbestimmten Ort des Netzes abgesetzt und dort mit einer Fliege belohnt. Es wird dabei darauf geachtet, daß die Spinne nicht in bestimmten Richtungen bevorzugt abgesetzt wird.

Der aufgezeichnete Lauf (Heimkurs) wird durch Anlegen einer 10 cm langen Meßsehne ausgewertet. Beträgt der Abstand der Kurslinie von der Meßsehne nicht mehr als 1,5 cm, so wird der Winkel (Meßsehnenrichtung, Startpunkt des Heimkurses, Richtung zur Warte) be-

UNIV. LEIDEN BIBL.

stimmt. Bei durchschnittlich 12,7 % der Heimkurse nach Umschalten um 90° in der Netzmitte (Startbereich) ist der Abstand größer als 1,5 cm. In diesem Fall wird keine Laufrichtung angegeben und der Lauf als Bogenlauf bzw. Doppellauf bezeichnet, je nachdem, ob die Richtungsänderung stetig oder sprunghaft erfolgt. Da sich die Fliege meist noch ein wenig von dem vorgesehenen Beuteort entfernt, ehe die Spinne sie ergreift, ergibt sich für jeden Versuch als Gesamtheit der Startpunkte eine Punktwolke, der Rück-Startbereich (kurz: Startbereich). Seine Lage ist in jedem Kreisdiagramm näherungsweise dargestellt.

Die mit den bekannten linearstatistischen Verfahren ermittelten Koordinatenmittel der Startpunkte und die zugehörigen Streuungswerte werden für alle Versuche mit angenähert gleicher Lage des Startbereiches als Elemente einer Stichprobe betrachtet; so ergibt sich als Koordinatenmittel für die Mittelpunkte der Startbereiche für die Versuche, bei denen die Startbereiche in der Nähe der Netzmitten liegen: $X = 13{,}46 \pm 0{,}48$ cm; $Y = 13{,}42 \pm 0{,}44$ cm und als Koordinatenmittel der Streuungswerte dieser Versuche $S_x = 1{,}27 \pm 0{,}32$ cm; $S_y = 1{,}28 \pm 0{,}22$ cm. Die Koordinatenmittel der Startbereichsmittelpunkte für die Versuche zur Wartenengrammbildung (Kap. 5) lauten: $X = 20{,}89 \pm 0{,}64$ cm; $Y = 10{,}56 \pm 0{,}56$ cm; die Koordinatenmittel der Streuungswerte der Startbereiche dieser Versuche lauten: $S_x = 1{,}02 \pm 0{,}91$ cm; $S_y = 1{,}93 \pm 1{,}59$ cm.

Der Lampenazimut, der durch L(X) bezeichnet wird, ist definiert als der mit Vorzeichen versehene Winkel X, den die Projektion der Lichtbündelachse der Lampe auf das horizontale Netz mit der die Warte schneidenden Netzdiagonalen bildet. Der genau zur Warte weisenden Heimkursrichtung wird der Laufwinkel 0° zugeordnet. Entsprechend wird der Lampe, die die Spinne auf dem direkten Weg zur Warte genau vorn mediosagittal fixieren müßte, der Lampenazimut L(0) zugeordnet. Heimkursrichtungen, die von der Wartenrichtung nach rechts (links) abweichen, und Azimutalrichtungen, die von der Netzdiagonalen nach rechts (links) abweichen, tragen das positive (negative) Vorzeichen. Für einzelne, von der Netzmitte weiter entfernt liegende Startpunkte weichen die Azimutalrichtungen von den angegebenen etwas ab. Dieser Fehler übersteigt innerhalb des oben angegebenen Streuungsintervalls (Startbereiche nahe der Netzmitte) nicht den Winkel von 36′; er ist daher für die Versuchsauswertung irrelevant. Die Versuche sind außer bei L(X) auch bei der spiegelbildlich gleichen Lampenstellung L(—X) durchgeführt worden. Die zugehörigen Laufrichtungen werden nach Vorzeichenumkehr mit der Verteilung der Laufrichtungen unter L(X) vereinigt. Etwaige lichtunabhängige Abweichungen kompensieren sich auf diese Weise.

Um Aufschlüsse über die Beteiligung der einzelnen Augen an der Lichtorientierung zu erhalten, werden bestimmte Augen an der Lichtperzeption durch Bedeckung mit einer lichtundurchlässigen Kappe aus einem Gemisch aus Schellack und Kienruß gehindert. Anschließend wird jeweils geprüft, ob die Lackkappe das Licht vollständig abgeschlossen hat. Dazu wird die Lackkappe vorsichtig mit einer Nadel gelöst und das Negativ der Augeneindrücke sowohl im Auflicht als auch im Gegenlicht unter dem Binokular geprüft (vgl. Görner 1958). Wird ein Defekt festgestellt, so werden die vorhergehenden Ergebnisse verworfen.

*Statistik*: Die Winkel werden mit Methoden der Kreisstatistik (s. Batschelet 1965, 1972) ausgewertet. Mit Hilfe von EDV-Anlagen (des Rechenzentrums der FU Berlin und der Gesellschaft für wiss. Datenverarbeitung mbH Göttingen) wird jeweils die Mittelrichtung $\beta$ und die mittlere Winkelabweichung s in Bogengrad (Streuung) berechnet; erstere ist die Richtung des Mittelvektors; letztere ist der Länge des Mittelvektors äquivalent, die im Kreisdiagramm im Maßstab des Radius des Diagrammes dargestellt ist, der sich vom Maßstab der Dimensionen des Netzes in dieser Arbeit unterscheidet.

Sind die Streuungswerte groß, so werden die Verteilungen mit dem $\chi^2$-Test oder Rayleigh-Test (s. Schmidt-Koenig 1961) auf Gleichverteilung geprüft. Besteht prima vista ein Zweifel, ob die gefundene Verteilung einer zirkulären Normalverteilung angleichbar ist, so wird sie mit der auf Grund ihrer Parameter geschätzten Normalverteilung (tabelliert bei Batschelet 1965 für Streuungen $\geq 18{,}37°$) mit Hilfe des $\chi^2$-Anpassungstests verglichen. Sind die Voraussetzungen für die Anwendung parametrischer Prüfverfahren nicht gegeben, werden die Verteilungen mit den verteilungsfreien Tests ($\chi^2$-Test, Smirnov-Watson-$U^2$-Test) verglichen (s. Batschelet 1965). Andernfalls wird zum Vergleich der Mittelrichtungen zweier Verteilungen ein für Kreisverteilungen modifizierter parametrischer Test nach Watson und Williams (s. Batschelet, S. 33) („WWF-Test") angewendet. Zum Streuungsvergleich wird ein Verfahren nach Watson u. Williams (s. Markl 1964) („W-Test") benutzt.

Für Verteilungen gepaarter Meßdaten (Streckenlängen), die oft nicht normal verteilt sind, wird der Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman berechnet. Wenn nicht normal verteilte, paarweise verbundene Daten vorliegen, werden sie mit dem Wilcoxon-Test für Paardifferenzen hinsichtlich ihrer zentralen Tendenz geprüft. Sind die Meßdaten nicht normalverteilt und nicht paarweise verbunden, so wird durch Anwendung des ebenfalls nichtparametrischen U-Tests von Mann, Whitney und Wilcoxon (s. Sokal u. Rohlf 1969) eine Aussage über die Differenz zwischen den verglichenen Verteilungen gewonnen.

Die Signifikanzniveaus werden wie folgt beschrieben:

| | |
|---|---|
| $P \leq 0{,}1\,\%$: | Aussage sehr gut absicherbar oder hochsignifikant; |
| $0{,}1\,\% < P \leq 1\,\%$: | Aussage gut absicherbar oder signifikant; |
| $1\,\% < P \leq 5\,\%$: | Aussage absicherbar oder schwach signifikant; |
| $5\,\% < P$: | Aussage nicht signifikant. |

Die Rohdaten jedes Versuchs werden mit mindestens 4 Spinnen gewonnen. Die Spinnen orientieren sich in den ersten Versuchsausgängen genauso wie nach häufig wiederholtem Versuchsablauf. Die Streuung der Versuchsausgänge einer Spinne gleicht derjenigen der gepoolten Versuchsausgänge aller Versuchstiere. Daher kann man die Gesamtverteilung mit gewissem Vorbehalt als eine unabhängig gewonnene Stichprobe betrachten, die für die Population der Trichterspinne repräsentativ ist.

## 3. Vorversuche

### 3.1 Die Richtcharakteristik der Augen

Nach der bei HOMANN (1924) und GÖRNER (1958) eingehend beschriebenen Methode wurden die Sehfelder der Hauptaugen nach verschieden starker Lackierung der Nebenaugen und die Sehfelder der Nebenaugen nach Lackierung der Hauptaugen im Höhenwinkelbereich von 20—40° unter Verwendung eines Universal-Drehtisches UT 4 und eines Vertikalilluminators ausgemessen (s. Abb. 1).

Durch die Bedeckung mit einer lichtdichten Lackkappe reduzieren sich die Sehfeldgrenzen der ungeblendeten Augen etwas, wie der Vergleich der Sehfeldmessungen mit denen von GÖRNER (1958) deutlich macht. Mit dem Blenden aller Nebenaugen verliert die Spinne die Fähigkeit, das ganze Himmelsgewölbe über dem Horizont auf einmal zu übersehen.

### 3.2 Orientierung unter der zenitnahen Rotlichtlampe

*Versuche 1—3:* In zwei Kontrolläufen bleibt die Stellung des Netzrahmens unverändert. Außer der zenitnah montierten Dunkelkammerlampe brennt keine Lampe. Anschließend wird der Rahmen um 90° nach rechts (Versuch 2) und nach zwei Kontrollen nach links (Versuch 3) gedreht, wenn die Spinne im Startbereich in der Netzmitte angelangt ist.

Die Mittelrichtung nach Rechtsdrehen ($\beta = -0{,}5°$; $s = 10{,}2°$; $n = 25$) unterscheidet sich nicht signifikant von der nach Linksdrehen ($\beta = -1{,}8°$; $s = 10{,}0°$; $n = 24$). Da auch die Streuungswerte der drei Versuche weitgehend übereinstimmen, ist nachgewiesen, daß unter der Rotlichtbeleuchtung keine optische Orientierung möglich ist.

### 3.3 Orientierungseinfluß des Lichtreflexionsmusters

*Versuche 4—7:* Nachdem das Tier jeweils zwei Kontrolläufe bei unveränderter Lampenposition $L(\pm 45)$ vollzogen hat, wird der Rahmen, kurz bevor es die Beute in der Netzmitte ergreift, um 90° in die Position $L(\mp 45)$ gedreht, die auch in den beiden folgenden Kontrollläufen beibehalten wird. Anschließend wird der Rahmen in seine Ausgangslage zurückgedreht usw.

Wie aus dem Richtungsvergleich hervorgeht, fällt die mittlere Wartenabweichung bei starker Beleuchtung signifikant höher (WWF-Test: $P < 1\,\%$) aus als bei schwacher Beleuchtung, sofern die Tiere ungeblendet sind. Nach Blenden der Hauptaugen werden die Beleuchtungsstärken in gleichem Maße bewertet.

Mit der Methode des Rahmendrehens erhält man höhere Wartenabweichungsbeträge als mit der Methode des Lampenumschaltens. Da die Möglichkeit besteht, daß die Spinne Informationen über die Drehung selbst oder

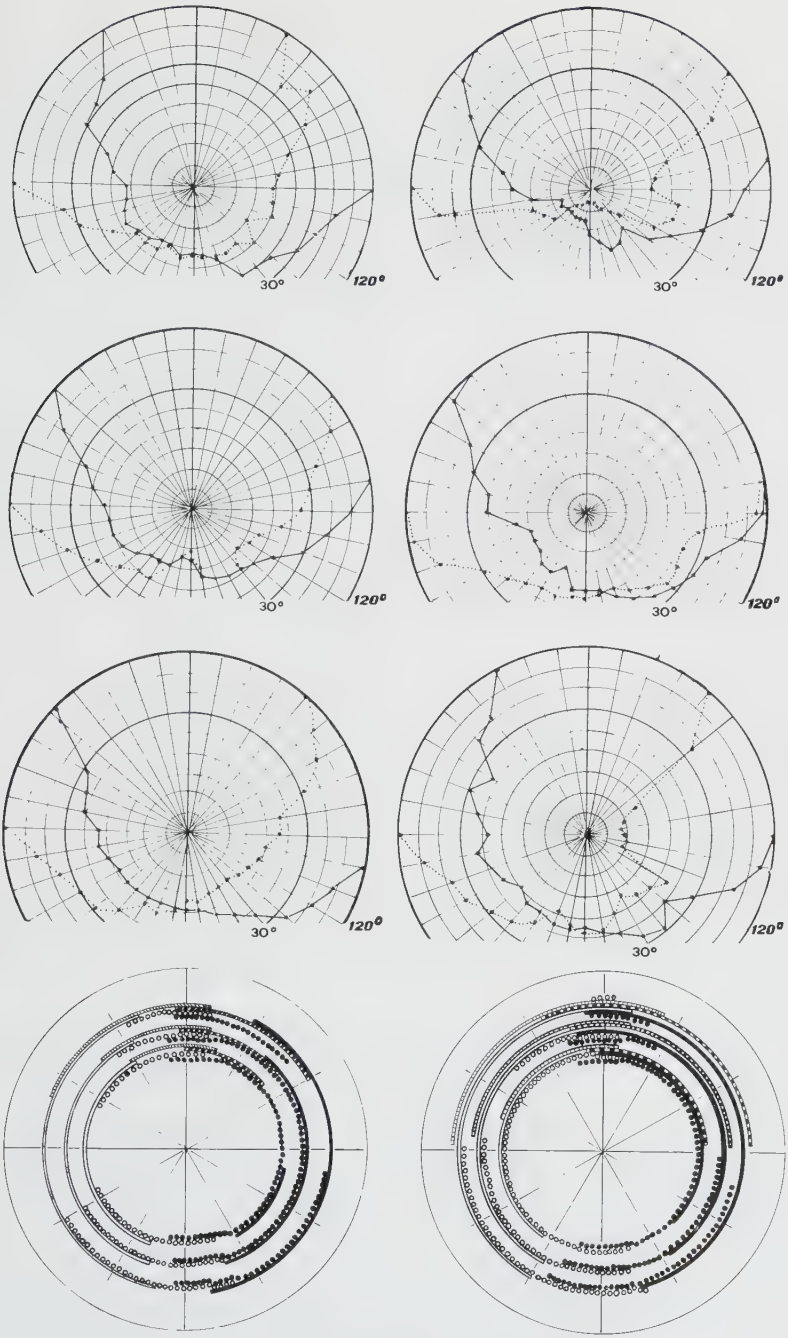



*Abb. 1:* Obere Polarkoordinatennetze: Blickfeldgrenzen der rechten Hauptaugen (ausgezogene Linie) und der linken Hauptaugen (gestrichelte Linie) von 6 Spinnen mit lackierten Nebenaugen. Untere Polarkoordinatennetze: Gesichtsfeldgrenzen der Nebenaugen bei einer Spinne mit stark lackierten Hauptaugen (links) und bei derselben Spinne nach Abnahme der Lackkappe für die Breitenkreise 20°, 30° und 40°

die Netzerschütterungen beim Drehen gewinnt, läßt sich die Ursache der Richtungsdifferenzen nicht eindeutig erschließen.

Im Gegensatz zur Methode des Rahmendrehens verlagern sich beim Lampenumschalten etwaige optische Umgebungsmarken neben der Lampe nicht um den gleichen Betrag und nicht in dem gleichen Sinne wie die Orientierungslampe selbst. Um den Orientierungseinfluß des Lichtreflexionsmusters abschätzen zu können, wird dieses durch Aufstellen eines weißen Schirmes (Basiswinkel: 43°, Höhenwinkel: 15—45°) verstärkt. Das Prinzip der Methode dieser Versuchsserie besteht darin, die relative Stellung des Schirmes zum Netz durch Rahmendrehen zu verändern, die relative Lampenposition hingegen durch Lampenumschalten beizubehalten.

Die Mittelrichtung des Versuchs 10 (bzw. 13) unterscheidet sich hochsignifikant (WWF-Test: $P < 0{,}1\,\%$) von der des Kontrollversuchs 9 (bzw. 12). Damit ist nachgewiesen, daß das Reflexionsmuster der Umgebung selbst bei direkter Sicht auf die Lichtquelle noch in geringem Maße bei der photomenotaktischen Orientierung mitbewertet wird. Die oben erwähnte Abschirmung der Versuchsanordnung gegen Reflexionslicht dürfte aber, so muß man folgern, auf dem Umgebungsmuster beruhende Abweichungen auf vernachlässigbare Beträge reduzieren.

### 3.4 Orientierungseinfluß des Lichtkontrastes zwischen der Lampe und ihrem Umfeld

In der schwarzen Arena, die den Netzrahmen (auch in der Arbeit von MOLLER [1970]) umgibt, besteht ein unnatürlich hoher Lichtkontrast zwischen der Lampe und ihrem Umfeld. Unter solchen Lichtbedingungen können Lichtfalleneffekte auftreten, wie sie der Mensch seit altersher zum Tierfang ausnutzt. Das rätselhafte Phänomen, daß sich viele Tiere in dunkler Umgebung von künstlichen Lichtquellen anlocken lassen, ist als Ausfall der optischen Bewegungskontrolle gedeutet worden (VERHEIJEN 1958). Diese Hypothese impliziert den Einwand, daß in der Versuchssituation die photomenotaktische Orientierung möglicherweise gestört gewesen ist. Um diesen Einwand zu prüfen, wird die Orientierung nach einer umgeschalteten Lampe in einer angenähert natürlichen Lichtverteilung zum Gegenstand einer Versuchsreihe gemacht.

Ein Vorhang aus weißer Diolengardine umgibt zylinderförmig das Netz. Eine 200 W-Glühlampe in einem zenitnahen Breitstrahler bestrahlt diese Arena von innen, während jeweils einer der beiden Projektoren intensives Licht (800 lx) durch den Vorhang auf das Netz wirft. So ist die Lichtverteilung derjenigen des Himmels bei Sonnenschein sehr ähnlich.

Es ergeben sich bei alternativem Lampenwechsel zwischen $L(\pm 90)$ und $L(0)$ für die vereinigte Verteilung folgende Parameter: $\beta = 56{,}3°$; $s = 30{,}8°$; $n = 125$ (Vers. 14). In der schwarzen Arena fällt die mittlere Wartenabweichung signifikant (WWF-Test: $P < 1\,\%$) höher aus ($\beta = 65{,}5°$; $s = 26{,}6°$; $n = 110$) als unter den angenähert normalen Kontrastverhältnissen.

### 3.5 Hat das Abklingen der Lichtreize nach Stromabschalten einen Orientierungseinfluß?

Die in der vorliegenden Arbeit sowie von GÖRNER (1966) und MOLLER (1970) verwendeten Niedervoltlampen haben den Nachteil, daß sie längere Zeit (bis 4 s) brauchen, bis sie völlig ausgeklungen sind. Da die umgeschaltete Lampe schnell anklingt, emittieren beide Lampen fast während der ganzen Nachleuchtphase gleichzeitig Licht. Da der Rück-Start im Normalfall durch-

schnittlich nach einer Zeitspanne von 2,5 s nach dem Stromausschalten erfolgt, leuchten kurz vor der Heimkurseinstellung beide Lampen gleichzeitig. So ist es denkbar, daß sich die Spinne entgegen der bisherigen Annahme nicht nur nach der umgeschalteten Lichtquelle orientiert, sondern daß sie die beiden an verschiedenen Stellen ihres visuellen Systems repräsentierten Lampenbilder zu einer Kompromißfixierstelle verrechnet oder daß sie sogar in gewissen Fällen den Heimkurs allein mit der Information aus der abklingenden Lampe steuert.

Der in „Material und Methoden" geschilderte Modus der verbesserten Reizgebung durch Betätigung von Compurverschlüssen verkürzt die Halbwertszeit der Abklingkurve der Lichtreize nach Stromumschalten von 100 ms (ohne Verschlußbetätigung) auf 2 ms und die gesamte Abklingzeit von 4 s auf weniger als 100 ms. Wird im Anschluß an zwei Kontrolläufe bei unveränderter Lampenstellung am Ende des in Abb. 12 dargestellten Umweges L($\pm$45) mit L($\pm$45) getauscht, so unterscheiden sich die Orientierungsleistungen, die sich mit der verbesserten Reizmethode ergeben, weder hinsichtlich der Verteilungsfunktion (Smirnov-Watson-$U^2$-Test: $P > 5\,\%$) noch hinsichtlich der Mittelrichtung (WWF-Test: $P > 5\,\%$) noch hinsichtlich der Streuung (W-Test: $P > 5\,\%$) signifikant von den Orientierungsleistungen, die mit der herkömmlichen Reizmethode erzielt worden sind. Bei den Spinnen ohne Hauptaugen läßt sich mit der parametrischen Vergleichsprüfung ebenfalls kein Unterschied absichern (WWF-Test: $P > 5\,\%$). Gleichgültig, ob das Nachleuchten der Lampe vom gesamten Augenapparat oder nur von den Nebenaugen percipiert wird, bei der Orientierungshandlung spielt es keine relevante Rolle. Damit wird ein Einwand gegen die Deutung der Ergebnisse von Görner (1966) und Moller (1970) weitgehend entkräftet.

Als weitere Erklärungsmöglichkeit für die Bildung von Kompromißrichtungen ist in Erwägung zu ziehen, daß das aktuelle Bild der umgeschalteten Lampe mit einem Nachbild der kurz zuvor ausgeschalteten Lampe, wie man es vom visuellen System des Menschen als Folge photochemischer oder neuronaler Nachwirkungen kennt, zu einem Kompromißresultat verrechnet werden könnte. Diese Möglichkeit legen die folgenden Versuche nahe.

Nach zwei Kontrolläufen bei L(0) bzw. L($\pm$90) wird die Spinne abermals auf geradem Wege zum Startbereich in der Netzmitte gelockt. Dort wird die Lampe ausgeschaltet und die versetzte Lampe L($\pm$90) bzw. L(0) erst nach einer Dunkelpause eingeschaltet, deren Dauer entsprechend der Startbereitschaft der Spinne in dem jeweiligen Lauf variiert und mittels Stoppuhr als Zeitspanne vom Ausschalten der Lampe $L_1$ bis zum Einschalten der Lampe $L_2$ grob gemessen wird.

Die ermittelten mittleren Wartenabweichungen übertreffen bei weitem und hochsignifikant (WWF-Test: $P < 0{,}1\,\%$) alle Wartenabweichungen, die nach Umschalten um 90° ohne Dunkelpause registriert worden sind. Die verbleibende Abweichung der Kursrichtung um ca. 10° von dem azimutgerechten Lichtkurs ist unter den gewählten Lampenpositionen nicht auf Phototaxiseinflüsse zurückführbar, so daß auch hier noch von einer Kompromißrichtung zwischen Wartenrichtung und optischer Sollrichtung die Rede sein kann. Auf Grund der gegebenen Zeitintervalleinteilung besteht kein Zusammenhang zwischen der Länge der Dunkelpause und der Betragszunahme der Wartenabweichungen. Maßgebend für die drastische Betragszunahme könnte das Nachlassen des Nachbildes der ausgeschalteten Lampe sein.

### 4. Die Richtungsorientierung nach Aufheben des Netzkontaktes

Die überkommene Auffassung besagt, daß sich die idiothetische Orientierungskomponente (anstelle des unscharfen Begriffes „kinästhetische Orientie-

*Tab. 1:* Orientierung nach Rahmendrehen

| Versuch | Beleuchtung | Blendung | Mittelrichtung | Streuung | Anzahl |
|---|---|---|---|---|---|
| 4 | 800 lx | keine | ß = 83,7° | s = 30,6° | n = 125 |
| 5 | 800 lx | Hauptaugen | ß = 61,1° | s = 29,1° | n = 92 |
| 6 | 20 lx | keine | ß = 67,7° | s = 33,7° | n = 120 |
| 7 | 20 lx | Hauptaugen | ß = 62,9° | s = 31,3 | n = 85 |

*Tab. 2:* Die Bewertung des Umgebungsmusters als richtender Reiz

| Versuch | Versuchsbeschreibung | Mittelrichtung | Streuung | Anzahl |
|---|---|---|---|---|
| 8 | ohne Rahmendrehung | ß = 3,2° | s = 10,7° | n = 104 |
| 9 | ohne Drehung / Spinne im Startbereich hochgehoben | ß = 2,7° | s = 11,6° | n = 102 |
| 10 | Rahmendrehung und Lampenumschaltung nach links um 90° [Lampenposition L(30)]; dabei Spinne hochgehoben | ß = 6,0° | s = 12,4° | n = 92 |
| 11 | ohne Rahmendrehung | ß = 2,3° | s = 10,8° | n = 104 |
| 12 | ohne Drehung / Spinne wird hochgehoben | ß = 2,7° | s = 12,5° | n = 104 |
| 13 | Rahmendrehung und Lampenumschaltung nach rechts um 90° [Lampenposition L(30)]; dabei Spinne hochgehoben | ß = -0,8° | s = 13,1° | n = 97 |

rung" wird hier der von MITTELSTAEDT und MITTELSTAEDT [1973] vorgeschlagene und definierte Begriff „idiothetische Orientierung" gebraucht) durch Hochheben der Spinne ausschalten und die optische Orientierungskomponente allein zur Geltung bringen läßt (GÖRNER 1966, MOLLER 1970). Infolgedessen schien das Lösen des Netzkontaktes ein geeignetes methodisches Mittel zur Untersuchung der optischen Orientierung zu sein. MOLLER (1967) fand, daß sich die Spinnen im Mittel in die optische Sollrichtung einstellen, falls sie auf dem Weg zum Startbereich die Lampe genau vorn fixiert und im Startbereich ihren Netzkontakt vorübergehend verloren hatten. Sahen sie dagegen auf ihrem Auslauf die schräg gestellte Lampe L(30), so traten neben photomenotaktisch orientierten Läufen zahlreiche Läufe in die vier phototaktischen Grundrichtungen auf. Es schien daher lohnend, die Richtungsorientierung nach Unterbrechung der Bewegungsfolge bei mehreren, rund um den Horizont verteilten Lampenazimuten in zwei Versuchsreihen zu untersuchen.

In der ersten Versuchsreihe hat die Lampe $L_1$ die Position L(0) (Vers. 23), L(±30) (Vers. 24), L(±60) (Vers. 25), L(±90) (Vers. 26), L(±120) (Vers. 27), L(±150) (Vers. 28), L(±180) (Vers. 29). Sobald die Spinne im Startbereich in der Netzmitte angelangt ist, wird

*Tab. 3:* Orientierung nach Lampenwechsel durch Stromumschalten und durch Verschlußbetätigung

| Versuch | Reizmethode | Blendung | Mittelrichtung | Streuung | Anzahl |
|---|---|---|---|---|---|
| 15 | Stromumsch. | keine | ß = 77,8° | s = 23° | n = 46 |
| 16 | mit Verschl. | keine | ß = 78,2° | s = 19,8° | n = 60 |
| 17 | Stromumsch. | Hauptaugen | ß = 61,6 | s = 26° | n = 37 |
| 18 | mit Verschl. | Hauptaugen | ß = 63,2 | s = 27,2° | n = 35 |

*Tab. 4:* Orientierung nach Lampenwechsel und Dunkelphase

| Versuch | Blendung | Umschaltung | Mittelrichtung | Streuung | Anzahl |
|---|---|---|---|---|---|
| 19 | keine | L( 0) ⟶ L(90) | ß = 78,7° | s = 18,7° | n = 36 |
| 20 | keine | L(90) ⟶ L( 0) | ß = -80,7° | s = 21,9° | n = 42 |
| 21 | Hauptaugen | L( 0) ⟶ L(90) | ß = 81,6° | s = 24,9° | n = 31 |
| 22 | Hauptaugen | L(90) ⟶ L( 0) | ß = -78,3° | s = 20,3° | n = 34 |

| Dunkelpause | Blendung | Mittelrichtung | Streuung | Anzahl |
|---|---|---|---|---|
| $0 < t \leq 1$ s | keine | ß = 81,7° | s = 14,7° | n = 17 |
| $1 < t \leq 2$ s | keine | ß = 77,8° | s = 20,8° | n = 34 |
| $2 < t$ | keine | ß = 81,2° | s = 17,9° | n = 24 |
| $0 < t \leq 1$ s | Hauptaugen | ß = 76,9° | s = 23,9° | n = 26 |
| $1 < t$ | Hauptaugen | ß = 81,4° | s = 22,4° | n = 34 |

ihr Netzkontakt bei ausgeschalteter Lampe gelöst und sodann dieselbe Lampe $L_1$ wieder eingeschaltet. Versuch 30 wird wie Versuch 27 ausgeführt, jedoch bedecken Lackkappen die Hauptaugen der Versuchstiere.

Abb. 2 zeigt die einzelnen Heimkursrichtungen sowie deren Mittelrichtungen und Streuungen bei den für die Versuche 23—30 gewählten Lampenazimuten. Die Befunde entsprechen weitgehend denen, die MOLLER (1967, 1970) ohne Hochheben, sonst aber bei gleichen Versuchsbedingungen ermittelte. Die unter der Lampe L(0) gewonnene Mittelrichtung unterscheidet sich hochsignifikant (WWF-Test: $P < 0{,}1\,\%$) von der Mittelrichtung bei der Lampe $L(\pm 120)$. In Übereinstimmung mit den Befunden von MOLLER werden die Wartenabweichungen maximal, wenn das Bild der Lampe während des Heimlaufens in den Sehbereich „schräg hinten", nämlich bei ca. L(120) fällt; ebenso werden die Streuungswerte minimal, wenn die Spinne die Lampe auf dem Rückweg genau hinten — also L(180) — fixiert. Wegen fehlender Tabellenwerte läßt sich nicht die Hypothese einer Normalverteilung für die vorliegenden Verteilungen prüfen; daher ist es angezeigt, die Verteilungen für L(0) und L(90), die sich bei extrem verschiedenen Fixierstellen ergeben haben, mit einem verteilungsfreien Prüfverfahren zu vergleichen: Der $\chi^2$-Test weist beide Verteilungen auf dem 5%-Signifikanzniveau als verschieden aus. Da sich die Verteilungsparameter weitgehend gleichen, handelt es sich um Unterschiede in der Verteilungsform.

Der charakteristische Funktionsverlauf der systematischen Abweichungen von der Wartenrichtung ist also reproduzierbar, unabhängig davon, ob es zur Wechselwirkung zwischen „optischer" und „idiothetischer" Orientierung kommt oder nicht.

Bei den Spinnen ohne Hauptaugen ist der Abweichungsbetrag etwas — jedoch nicht signifikant — geringer als bei den ungeblendeten Tieren (WWF-Test: $P > 5\,\%$). Die Streuung hingegen wird hochsignifikant größer (W-Test: $P < 0{,}1\,\%$) (s. Abb. 2: weiße Kreise) nach Ausschaltung der Hauptaugen.

In der oben beschriebenen ersten Versuchsreihe verwenden die Tiere eventuell außer der Lichtquelle weitere Außenreize (z. B. optisches Umgebungsmuster, Netzspannung u. a.) zur Orientierung. Mit der Methode des Lampenwechsels, nach der in der folgenden zweiten Versuchsreihe 31—50 verfahren wird, läßt sich der Einfluß derartiger richtender Außenreize eliminieren.

In der zweiten Versuchsreihe wird die Spinne jeweils nach 3 Kontrollen bei $L_1$ nach einem geraden Hinweg zur Netzmitte (Startbereich) während einer Dunkelpause von minde-

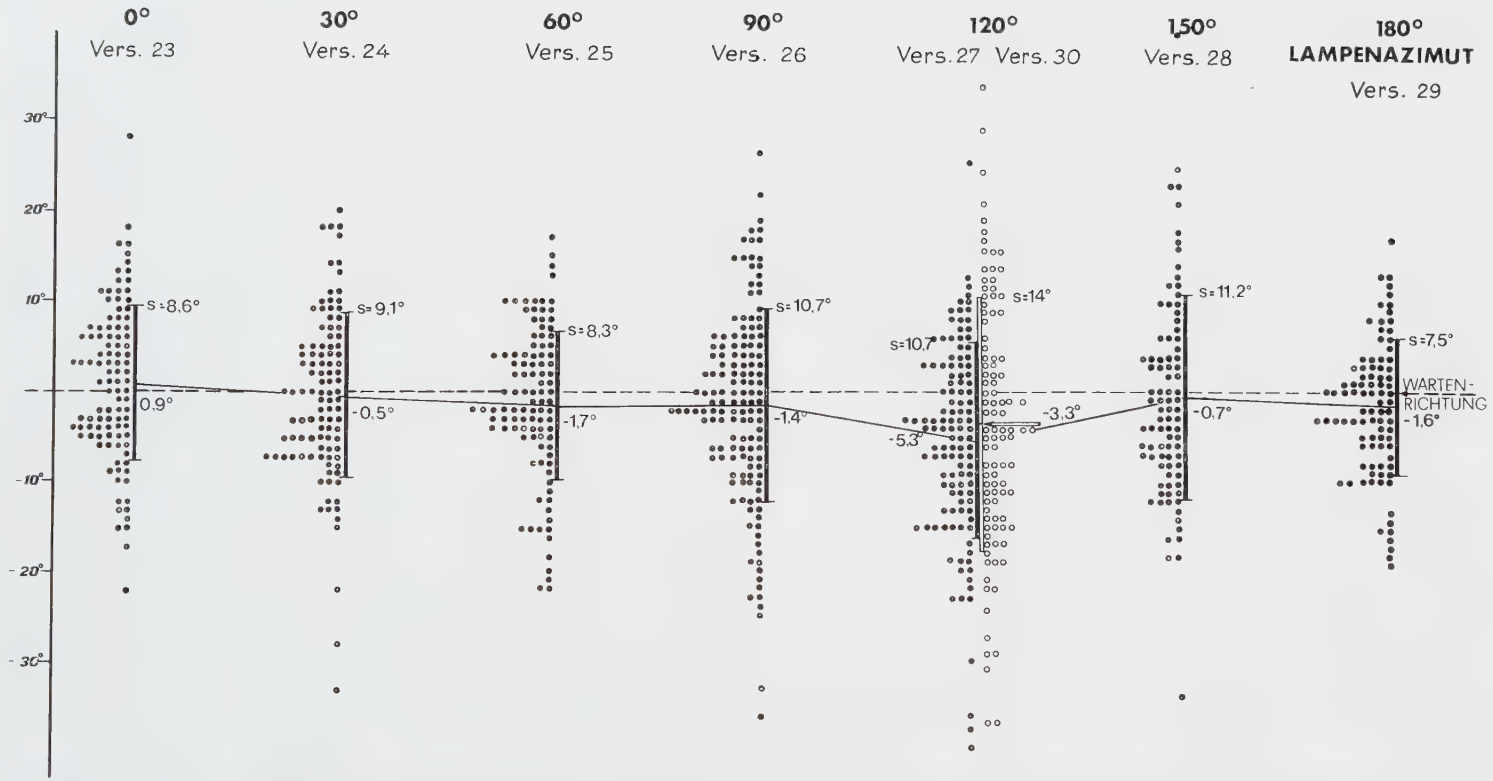



*Abb. 2:* Optische Richtungsorientierung nach Unterbrechung des Netzkontaktes durch Hochheben bei unveränderter Azimutalrichtung der Orientierungslampe. Punkte: Versuche 23—29: Die Versuchstiere sind nicht geblendet. Kreise: Versuch 30: Die Hauptaugen der Tiere sind geblendet.

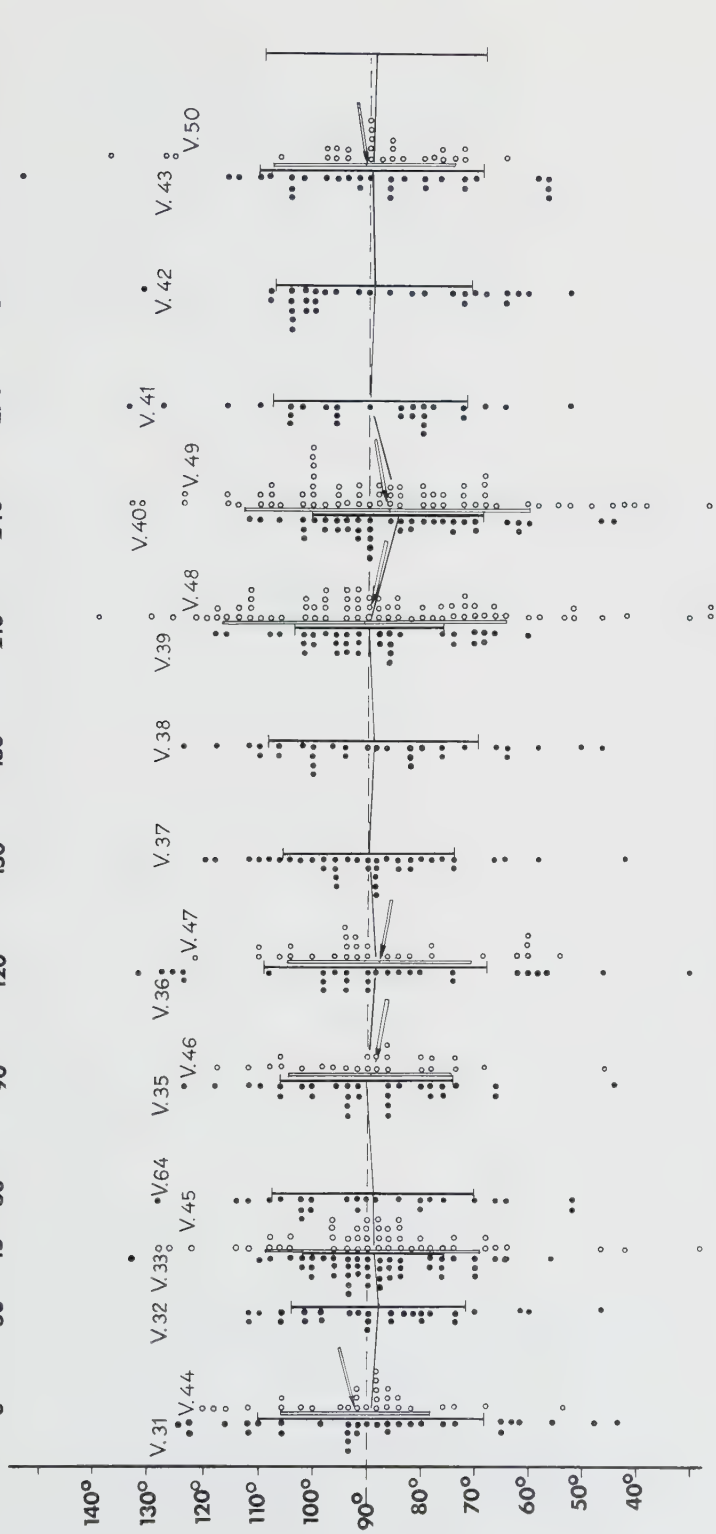



*Abb. 3:* Optische Richtungsorientierung nach Netzkontaktunterbrechung und Lampenwechsel. Durch den Lampenwechsel ist der Azimut L(X) in den oben angegebenen Azimut L(X+90°) verlagert worden. Volle Kreise und schwarze Linien: Laufrichtungen ungeblendeter Spinnen und deren Mittelrichtungen. Kreise und weiße Pfeile: Laufrichtungen Hauptaugen-geblendeter Spinnen und deren Mittelrichtungen

Berichtigung: Statt V.64 muß es richtig V.34 heißen.

stens 1 s Dauer hochgehoben, dort wieder abgesetzt und bei nun eingeschalteter versetzter Lampe $L_2$ mit Futter belohnt. Die Lampen wechseln nach jeweils drei Kontrollen alternativ ihre Stellungen. Das Orientierungsverhalten der ungeblendeten Spinnen wird bei allen, um die Schrittweite von 30° auseinanderliegenden Azimuten rund um den Horizont festgestellt (s. Abb. 3: Versuche 31—43: schwarze Kreise); dasjenige der Hauptaugen-geblendeten Spinnen nur bei einem Teil dieser Azimute (s. Abb. 3: Versuche 44—50: weiße Kreise).

Die Spinnen weichen stets im Mittel etwa um den Versetzungswinkel in dem gleichen Drehsinn (d. i. die optische Sollrichtung) von der Wartenrichtung ab. Das Ausschalten der Hauptaugen zieht keine relevanten Änderungen im Orientierungsverhalten nach sich. Wegen der großen Streuungswerte und der relativ kleinen Zahl der Versuchsgänge lassen sich hier keine systematischen Abweichungen von der theoretischen Heimkursrichtung statistisch absichern (WWF-Test: $P > 5\,\%$). Einstellungen, die als grundorientiert zu deuten sind, treten in den eigenen Versuchen im Gegensatz zu denen von MOLLER (1967) nicht auf.

Bleibt die Lampenposition unverändert, so fallen die Streuungswerte in das Intervall zwischen 7,5° [bei L(180)] und 11,2° [bei L(150)]. Stehen die optische Sollrichtung und die Wartenrichtung senkrecht zueinander, so variieren die Streuungswerte zwischen 13,2° [bei L(45)] und 23,8° [bei L(120)]. Sie erweisen sich z. T. als hochsignifikant größer (W-Test: $P < 0{,}1\,\%$) als in der Versuchsreihe ohne Lampenversetzen. Da die 2. und 3. Kontrolläufe in dieser Versuchsreihe nicht stärker streuen als die Läufe in der Versuchsreihe ohne Lampenwechsel, liegt die Ursache der Streuungszunahme nicht in einer Erschwerung der Engrammierung des Lampenazimuts nach häufigem Lampenwechsel, sondern wahrscheinlich darin, daß in den Versuchen mit Lampenwechsel die Mitbewertung von weiteren Außenreizen außer der Lampe wegfällt.

Nach Lackierung der Hauptaugen nehmen die Streuungswerte für L(210) und L(240) hochsignifikant, für L(45) signifikant zu und für L(0) signifikant ab (W-Test). Spekulationen über die Ursache der Streuungsveränderungen halte ich für verfrüht. Auch diese Befunde erhärten die Auffassung weiter, daß sich die Spinnen allein mit Hilfe ihrer Nebenaugen photomenotaktisch zu orientieren vermögen.

In den folgenden Versuchen 51—52 wird wie in den Versuchen 31—50 verfahren; mit der Lampenposition wird jedoch zugleich die Intensität gewechselt. Die in Tab. 5 durch Unterstreichung angedeuteten Filter schwächen die Intensität von 1180 sb auf 33 sb ab.

Die mittleren Wartenabweichungen der Versuche 51 und 52 lassen sich weder gegeneinander (WWF-Test) noch gegen die optische Sollrichtung von —90° (Test nach STEPHENS [s. MARKL 1964]) statistisch absichern. Die menotaktischen Lichtkurse haben sich damit unter den gegebenen Bedingungen als intensitätsunabhängig erwiesen.

*Tab. 5:* Orientierung nach Positions- und Intensitätswechsel der Lampe bei vorübergehender Netzkontaktunterbrechung

| Versuch | Umschaltung | Mittelrichtung | Streuung | Anzahl |
|---|---|---|---|---|
| 51 | L(90) ⟶ L(0) | ß = -86,3° | s = 14,4° | n = 30 |
| 52 | L(90) ⟶ L(0) | ß = -85,4° | s = 18,8° | n = 26 |

## 5. Die optische Grundorientierung

Phylogenetisch betrachtet, stellt die Grundorientierung wohl die Basis dar, auf der die menotaktische Orientierung durch Beteiligung höherer Zentren auf-

bauen konnte (JANDER und WATERMAN 1960; JANDER 1963). Die beiden Theorien, die zur Erklärung der Photomenotaxis aufgestellt worden sind, nämlich die Kompensationstheorie (JANDER 1957) und die Bikomponententheorie (MITTELSTAEDT 1961, 1962), gehen davon aus, daß die Fixierstelle der Grundorientierung durch Aufschaltung einer Führungsgröße („Drehkommando") auf den Regelkreis der optischen Grundorientierung verlagert wird. Daher ist die Kenntnis der Grundorientierungsleistungen auch für die Kausalanalyse der menotaktischen Orientierung von Wert.

Die Untersuchung von MOLLER (1970) enthält einen für die vom Verf. aufgestellte Hypothese grundlegenden Befund über die optische Grundorientierung gegenüber einer 100 lx hellen Lampe. Inwiefern sich die Grundorientierungsstellungen mit der Intensität, mit dem Vollzug eines Hinkurses im Dunkeln und mit partieller Blendung verändern, gilt es in den eigenen Versuchen stichprobenartig zu untersuchen.

*Versuch 53:* Die $>5$ min lang dunkeladaptierte Spinne wird aus ihrem Hälterungsbehälter auf ein gleichförmig strukturiertes, über einen ringförmigen Rahmen ($\phi$ = 22 cm) gespanntes Netzstück fallen gelassen. So landet sie in zufälliger Ausrichtung in der Mitte der Netzarena. Sodann wird die Lampe, deren Intensität nur 20 lx beträgt und deren Azimut beliebig gewählt ist, eingeschaltet. Die Spinne macht dann Beute und legt meistens noch eine kleine Wegstrecke zurück. Sie wechselt jedoch häufiger die Laufrichtung und entfernt sich kaum von dem Beuteort. Dementsprechend wird hier die Richtung der an die Laufkurve gelegten Sehne (von 3 cm Länge bzw. zum Punkt der 1. Richtungsänderung) ausgemessen.

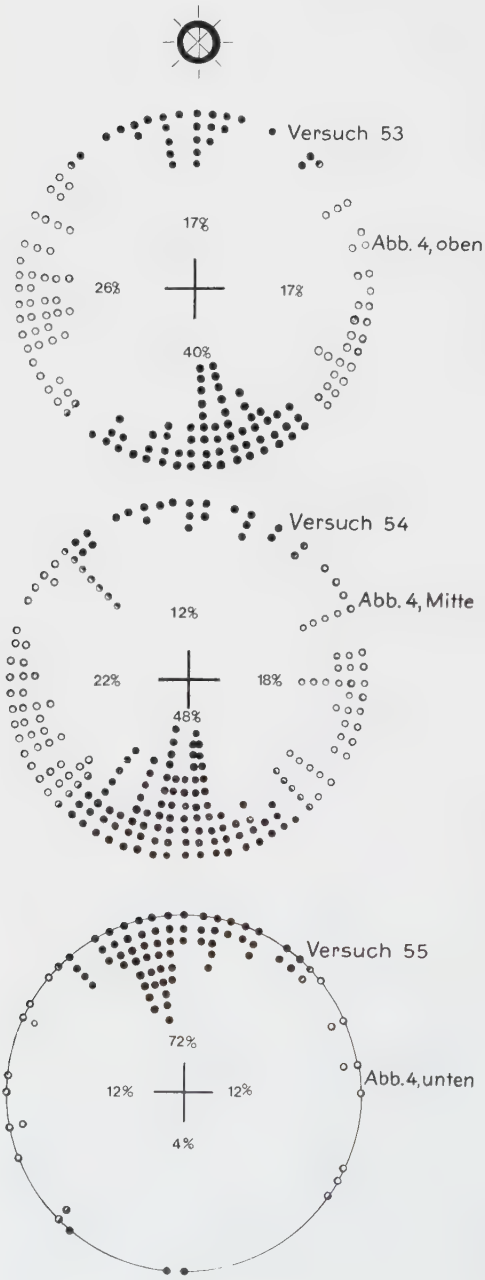
Teilt man die Kreisverteilung der Laufrichtungen (s. Abb. 4, oben) in ihre vier Quadranten auf und gelten alle Läufe, die in den der Lampe abgewandten Viertelkreis gerichtet sind, als negativ phototaktisch (40 %), alle in den gegenüberliegenden Sektor weisenden Laufrichtungen als positiv phototaktisch (17 %) und alle übrigen — quer zur Lichtrichtung verlaufenden — als lateral phototaktisch (43 %) eingestellt, so ergibt sich eine gute Übereinstimmung mit dem von MOLLER (1970) nach der gleichen Methode, bei fünffach höherer Intensität gefundenen „Grundorientierungsmuster" ($\chi^2$-Test: $P > 5\,\%$). Die Auffassung des Verf., die Laufrichtungen quer zur Lichtrichtung seien als lateralphototaktisch anzusprechen, erscheint aber nicht gesichert, solange nicht weitere Erklärungsmöglichkeiten — z. B. die Deutungsmöglichkeit, wonach die Häufung der Läufe quer zur Lichtrichtung durch Überlappung einer Verteilung positiv-phototaktischer Läufe mit einer Verteilung negativ-phototaktischer Läufe entsteht — experimentell widerlegt sind.

Statt auf die Frage nach der Existenz von Lateralphototaxien bei der Trichterspinne richtet sich die Aufmerksamkeit auf den atypischen Kursverlauf. Dieser legt die Vermutung nahe, daß die Spinne am Beuteort die Warte wegen fehlender Hinwegengramme sucht. Somit hat der Einwand Gewicht, daß die Grundorientierung erst unter der Voraussetzung, daß die Spinne zuvor die gleichen Schrittfolgen zu integrieren vermochte wie in den zu vergleichenden Versuchen zur Photomenotaxis, für die Analyse der Photomenotaxis herangezogen werden kann.

*Versuch 54:* Die Spinne ist $>30$ min in Dunkelhaft verblieben. Es wird ihr bei ausgeschalteter Orientierungslampe ein gerader Hinkurs zur Netzmitte aufgenötigt, wo ihr nach kurzer Unterbrechung des Netzkontaktes eine Fliege und als Orientierungsreiz die Lampe in von Lauf zu Lauf zufällig wechselnder Position geboten werden.

Die Abweichungen 10 cm langer, an die Heimkurse gelegter Sehnen von den jeweiligen Lampenazimuten sind die Meßgrößen, die in der Verteilung von Abb. 4 (Mitte) wiedergegeben sind. Die Richtungsverteilung unterscheidet sich nicht wesentlich von der oben in Abb. 4 dargestellten Verteilung. Das Grundorientierungsmuster erweist sich trotz unterschiedlicher Lichtintensitäten, Laufprogramme und Meßverfahren als konsistent.

Wesentlich ist, daß die Spinnen im letzten Versuch 54 im Gegensatz zum Versuch 53 mindestens 10 cm gerade führende Kurse (ausgenommen 3 % der Läufe) steuern. Da die Hinweglängen (im Mittel 19 cm) die Heimkurs-Meßsehnenlängen (10 cm) wesentlich übersteigen, entspricht dieses Ergebnis der obigen Vermutung, daß die Spinnen zur Steuerung eines geraden Heimkurses Informationen über die Schrittfolge des zuvor vollzogenen Hinkurses bedürfen. Daher ist es erforderlich, MOLLERS (1970, S. 85, Vers. 5) Annahme zu überprüfen, daß die aus der Warte zu einer beliebigen Netzstelle verfrachtete Spinne bei Dunkelheit in „Wartenstimmung" sei, weil sie — nicht verfrachtet — bei eingeschalteter Lampe die Wartenrichtung einschlägt.




*Versuch 55:* Den Versuchstieren sind die Hauptaugen lackiert worden. Einmal gleicht das Vorgehen völlig dem von Versuch 54: Versuch 55a. Beim nächsten Mal erfolgt die Verfrachtung zur Netzmitte, wo der Spinne die Fliege und die Lampe geboten werden: Versuch 55b. Die Reihenfolge wird häufig permutiert.

*Abb. 4:*
*Oben:* Optische Grundorientierung gegenüber einer schwachen Lampe (20 lx). Die Tiere waren nicht geblendet und hatten zuvor keinen Hinkurs vollzogen

*Mitte:* Optische Grundorientierung gegenüber einer Lampe von mittlerer Intensität (100 lx). Die Tiere waren nicht geblendet und hatten zuvor einen Hinkurs zur Netzmitte vollzogen

*Unten:* Optische Grundorientierung gegenüber einer Lampe mittlerer Intensität (100 lx). Den Tieren waren die Hauptaugen lackiert worden; sie wurden teils zur Netzmitte verfrachtet, teils zur Netzmitte gelockt

Punkte: Positiv- und negativ-phototaktische Richtungen. Kreise: Laufrichtungen quer zur Lichtrichtung

Kategorisiert man für jede der beiden Stichproben die Läufe unter dem Gesichtspunkt, ob erstens der Lauf 10 cm gerade und innerhalb von 30 s zügig erfolgt oder ob zweitens der Lauf nicht als gerade zu bewerten ist oder die Laufbereitschaft innerhalb von 30 s fehlt oder der Lauf nicht zügig vollzogen wird, so entfallen in Versuch 55 a — nach Absolvieren eines Laufprogrammes — 66 % der Läufe in die 1. Kategorie (des normalen Kursvollzuges) und in Versuch 55 b — nach Verfrachtung — 75 % der Läufe in die 2. Kategorie (des anormalen Kursvollzuges). Beide Häufigkeitswerte erweisen sich als hochsignifikant verschieden ($\chi^2$-Test). Dies spricht für die Auffassung, daß sich die untersuchten Leistungen als Heimfindeleistungen auf Grund aktiv zurückgelegter (und integrierter) Hinwege oder als Navigation auf Grund von Wegumkehr im Sinne des Klassifizierungsversuchs von Schmidt-Koenig (1970) charakterisieren lassen. — Es stellt sich ferner die Frage, warum entgegen der theoretischen Erwartung auch nach Verfrachtung noch gerade Läufe in 25 % der Versuchsausgänge auftreten. Da Experimente hierzu fehlen, läßt sich diese Frage nur spekulativ beantworten. Da dasselbe Versuchstier mehrfach für denselben Versuch verwendet wird und mehrfach hintereinander freiwillig oder erzwungenermaßen zur Warte zurückkehrt, könnten Verhaltensmodifikationen als Folge vorangehender Erfahrungen — etwa Konditionierungs- oder Sensibilisierungseffekte — bei gelöschtem Mittelkursspeicher ins Spiel kommen, die sich in der Erhöhung des Anteils der oben definierten geraden Kursverläufe ausprägen. (Wie aus weiteren Befunden dieser und der folgenden Arbeit hervorgeht, bedeutet die Verwendung von Spinnen, denen die Hauptaugen geblendet worden sind, keine Einschränkung des allgemeinen Erkenntniswertes in Fragen, die das Auf- und Entladen des Mittelkursspeichers betreffen.)

Wie bei den ungeblendeten Spinnen tritt auch bei den Spinnen ohne Hauptaugen nach einem Hinkurs im Dunkeln und nach Verfrachtung die gleiche Grundorientierungsverteilung auf. Die Richtungen der geraden Läufe aus beiden Verteilungen (Versuche 55 a, b) werden daher zu der in Abb. 4 (unten) dargestellten Kreisverteilung zusammengefaßt. Es zeigt sich, daß diese Verteilung von der darüberstehenden grundverschieden ist ($\chi^2$-Test: $P < 0{,}1\,\%$): Während im ungeblendeten Zustand die negative Phototaxis (48 %) vorherrscht, überwiegt nach Verlust der Hauptaugen die positive Phototaxis (72 %).

## 6. Die Frage nach der Existenz des Wartenengrammes

Für die Kausalanalyse des Orientierungsvermögens ist die Antwort auf die Frage wichtig, ob sich die Trichterspinne allein mit Hilfe eines optischen „Wartenengrammes" zu orientieren vermag. Görner (1958) und Moller (1970) haben diesen Begriff in dem folgenden Sinne gebraucht: In der Warte lauernd, prägt sich die Spinne die Position einer Lampe ein, so daß sie von jedem beliebigen Netzort allein mit Hilfe der während ihres Wartenaufenthaltes eingespeicherten optischen Informationen den Weg zurück zur Warte findet. Da es bisher nicht gelungen ist, die Existenz eines Wartenengrammes schlüssig nachzuweisen, erfordert die Frage nach der Bildungsweise von Wartenengrammen eine weitere experimentelle Behandlung.

Es erscheint sinnvoll, den Begriff „Wartenengramm" in Abgrenzung zu dem Begriff „Wegengramm" wie folgt zu definieren. Ein Wartenengramm ist genau dann nachgewiesen, wenn vorausgehend folgende Versuchsbedingungen erfüllt sind: 1) Die Spinne sieht von der Warte aus die Lichtquelle. 2) Solange die Lichtquelle brennt, hält die Spinne ihre räumliche Ausrichtung in der

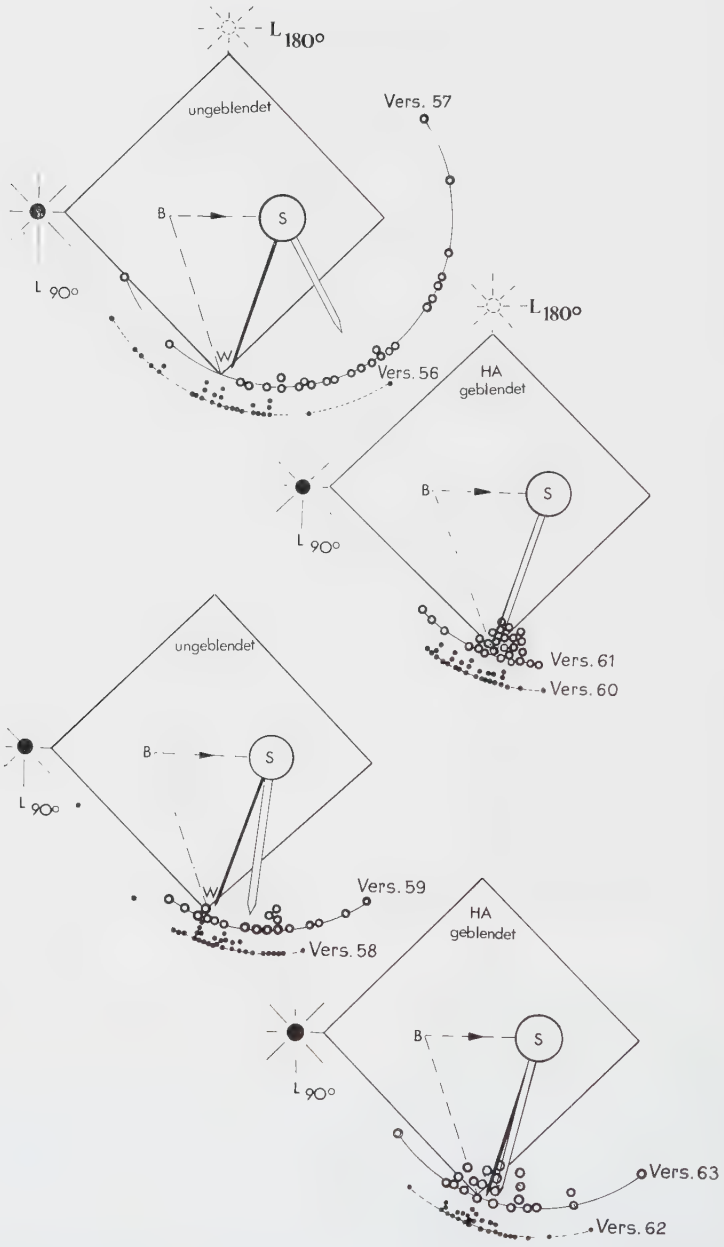



*Abb. 5:* Oben: Richtungsorientierung nach vorheriger Wartenbelichtung (1 min); Untere Hälfte: Richtungsorientierung ohne vorherige Wartenbelichtung. Linke Hälfte: Die Versuchstiere sind nicht geblendet. Rechte Hälfte: Die Hauptaugen der Spinnen sind lackiert. Kreise: Heimkurse bei L(90) nach einem Hinkurs im Dunkeln; weißer Pfeil: Mittelvektor der Richtungen. Punkte: Heimkurse bei L(90) nach einem Hinkurs bei L(90); schwarzer Pfeil: Mittelvektor

Warte bei; und wenn die unter den vorstehenden Bedingungen gewonnenen Informationen („Engramme") über die Lichtquelle einen Einfluß auf die Bestimmung des Heimkurses von irgendeinem Ort des Netzes ausüben, zu dem sich die Spinne begeben hat.

Im Prinzip besteht die Methode der folgenden eigenen Versuche 56—71 darin, optische Wegengramme aus vorangegangenen Ausläufen in Konkurrenz zu eventuell vorhandenen Wartenengrammen wirksam werden zu lassen.

*Versuche 56—57* (Abb. 5, links oben): Die Spinne wird über B zum Startbereich S gelockt, dort hochgehoben und an die gleiche Stelle zurückgesetzt. Auf dem Hin- und Heimkurs sieht die Spinne die seitlich gestellte Lampe L(90). Die Mittelrichtung (schwarzer Pfeil) der Heimkurse (schwarze Punkte) weicht kaum von der Wartenrichtung ab (Versuch 56). — Ist die Spinne zur Warte zurückgekehrt, wird die Lampe ausgeschaltet. Hat sie ihre Lauerstellung in der Warte eingenommen, wird für 1 min die Lampe L(180) eingeschaltet, die die Spinne vorn in der Mediosagittalen fixiert. Nach einer Dunkelpause von 1—7 min begibt sie sich im Dunkeln über denselben Umweg zum Startbereich, wird dort hochgehoben und wieder abgesetzt. Nach Einschalten der Lampe L(90) und Empfang der Fliege tritt die Spinne den Heimkurs an (Versuch 57).

Die Mittelrichtung (weißer Pfeil) der Heimkurse (weiße Kreise) beträgt $\beta = -47^\circ$ (Versuch 57). Nachfolgend wird wieder wie in Versuch 56 verfahren usw.

Die Mittelrichtung des Versuchs 57 stimmt gut mit derjenigen eines ähnlich eingerichteten Versuchs von MOLLER (1967) überein, der sie als Kompromißrichtung zwischen dem azimutgerechten Kurs in bezug auf die Lampe L(90) einerseits und dem azimutgerechten Lichtkurs in bezug auf die Lampe L(180) — dem Wartenengramm — andererseits gedeutet hat. Diese Deutung ist insofern nicht schlüssig, als die Orientierung nach optischen Engrammen aus vorangegangenen Ausläufen keineswegs mit der Orientierung auf Heimkursen, die sich an im Hellen vollzogene Hinkurse anschließen, gleichzusetzen ist, sondern erst noch durch weitere Versuche zu klären wäre. So könnten optische Wegengramme aus früheren Läufen mit zunehmender Speicherzeit abklingen, so daß die Orientierungsgenauigkeit abnimmt, oder Grundorientierungseinflüsse könnten entscheidend am Zustandekommen der Richtungseinstellungen beteiligt sein. Um die für den eindeutigen Rückschluß auf den Einfluß der Wartenbelichtung nötigen Kontrolläufe zu bekommen, wird das letztgenannte Versuchsprogramm noch einmal abgewickelt; es unterscheidet sich jedoch von ihm durch den Wegfall der Wartenbelichtung (Versuche 58—59; Abb. 5, links unten).

Im Versuch 59 — ohne Wartenbelichtung — ist der Streuungswert hochsignifikant geringer als im Versuch 57 — mit Wartenbelichtung. Beide Verteilungen erweisen sich auf dem 1%-Signifikanzniveau als verschieden (Smirnov-Watson-$U^2$-Test). Mit diesem Unterschied in den Orientierungsleistungen ist der Einfluß der Wartenbelichtung auf die Bestimmung des Heimkurses gesichert nachgewiesen. Da die durch Wartenbelichtung induzierte Wartenabweichung in Richtung der negativen Phototaxis tendiert, die hier zugleich etwa die Richtung ist, die die Spinne einschlagen müßte, wenn sie sich bei leuchtender Lampe L(90) azimutgerecht nach der in der Warte gelernten Lampenposition L(180) orientieren würde, läßt sich nicht entscheiden, ob die Wartenabweichung auf einem Kompromiß zwischen dem optischen Wegengramm des vorangegangenen Auslaufes und einem Wartenengramm als Grundorientierungseinfluß oder auf einem Kompromiß zwischen dem Wegengramm und einem Wartenengramm im Sinne der photomenotaktisch richtigen Fixierstelle beruht.

*Versuche 60—63* (Abb. 5, rechte Seite): Es handelt sich um die Wiederholung der Versuchsprogramme 56—59 an Hauptaugen-geblendeten Spinnen. — Die Tiere schlagen den zur Warte führenden Lichtkurs ohne nennenswerte

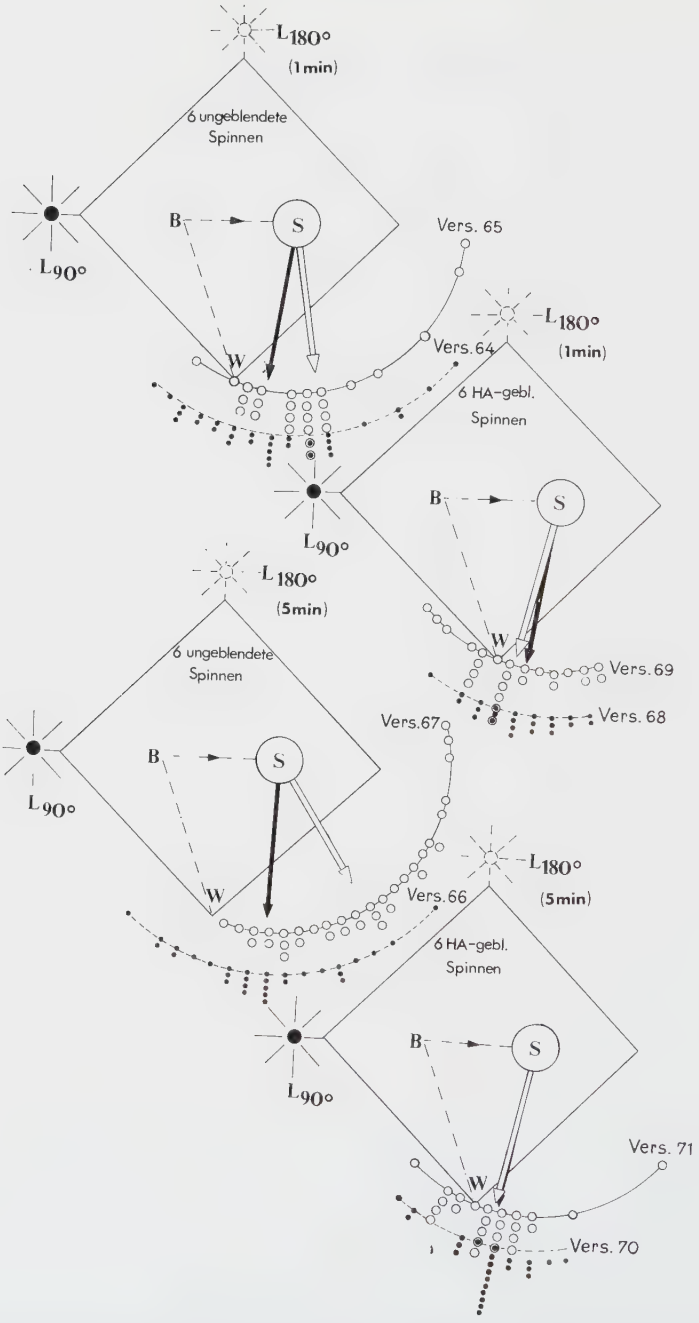



*Abb. 6:* Orientierung nach Wartenbelichtung mit der Lampe L(180). Laufsequenz dieser Versuchsreihen: Lauf $n_1$ (nicht dargestellt): Auf dem Hin- und Heimweg leuchtet L(90) mit der Intensität von 100 lx. Lauf $n_2$ (schwarzer Punkt): Die Spinne sieht auf dem Heimweg L(90), nachdem sie im Dunkeln zum Startbereich gelangt und dort hochgehoben worden ist. Lauf $n_3$ (weißer Kreis) erfolgt nach Wartenbelichtung von 1 min Dauer (obere Diagramme) und von 5 min Dauer (untere Diagramme) mit der Lampe L(180) (Beleuchtungsstärke: 800 lx), sonst aber unter den gleichen Bedingungen wie der Lauf $n_2$. Sodann wiederholt sich der Versuchsablauf mit der gleichen Laufsequenz $n_1$, $n_2$, $n_3$ usw. — Diese Versuche werden mit ungeblendeten Spinnen (linke Diagramme) und mit Spinnen, denen die Hauptaugen lackiert worden sind (rechte Diagramme), durchgeführt

Richtungsabweichungen mit auffallender Präzision ein. Es ist dabei gleichgültig, ob die Versuchstiere im Hellen oder im Dunkeln zum Startbereich gelockt worden sind, und es ist gleichgültig, ob die Spinnen von der Warte aus eine Lampe sehen konnten oder nicht. Die Hauptaugen sind also für die Bildung von Wartenengrammen bei den geprüften Belichtungszeiten notwendig.

*Versuche 64—71* (Abb. 6): Diese Versuche zielen darauf ab, die Einflüsse der Wartenbelichtung von größerer Intensität (800 lx) bei der Belichtungsdauer von 1 min (obere Hälfte) und 5 min (untere Hälfte) für ungeblendete Spinnen (linke Hälfte) sowie für Hauptaugen-geblendete Spinnen (rechte Hälfte) festzustellen. (Innerhalb derselben Laufsequenz folgen auf die Kontrollen ohne Wartenbelichtung sogleich die Läufe nach Wartenbelichtung.)

Haben die Tiere — in der Warte lauernd — unmittelbar vor dem Auslauf L(180) fixiert, so weicht der Mittelkurs stärker von der Wartenrichtung ab, als wenn vorher keine Wartenbelichtung stattgefunden hat. Diese Feststellung läßt sich auf dem 5%-Signifikanzniveau absichern (WWF-Test: $P < 5\,\%$; Smirnov-Watson-$U^2$-Test: $P < 5\,\%$). Die Abweichungstendenz ist um so stärker ausgeprägt, je länger die Lampe gebrannt hat (WWF-Test: $P < 0{,}1\,\%$; Smirnov-Watson-$U^2$-Test: $P < 0{,}5\,\%$).

Wieder weichen die Spinnen nach Ausschaltung der Hauptaugen kaum von der Wartenrichtung ab. Das macht den Schluß sehr wahrscheinlich, daß das sensorische System der Hauptaugen für die Induktion der Wartenabweichung unter den gegebenen Versuchsbedingungen unentbehrlich ist.

In Tab. 6 sind die Parameter der wichtigsten Verteilungen aus den Versuchen 56—71, die unter dem Einfluß des Wartenengrammes stehen, zusammengestellt.

*Tab. 6:* Orientierung unter dem Einfluß des Wartenengrammes

| Beleuchtungsstärke / Belichtungsdauer | Versuch | 100 lx 1 min | Versuch | 800 lx 1 min | Versuch | 800 lx 5 min |
|---|---|---|---|---|---|---|
| ungeblendete Spinnen | 57 | ß = -47° s = 38° | 65 | ß = -28° s = 25° | 67 | ß = -53° s = 31° |
| Hauptaugen-geblendete Spinnen | 59 | ß = 2° s = 10° | 69 | ß = - 6° s = 16° | 71 | ß = - 7° s = 18° |

Berichtigung: 2. Spalte „Versuch" muß es anstelle 59 richtig 61 heißen.

Ob die unter den Versuchsbedingungen auftretenden Wartenabweichungen auf veränderte Grundorientierungseinflüsse oder auf die Ausführung eines weiteren photomenotaktischen Orientierungskommandos zurückzuführen sind, läßt sich aus den oben geschilderten Versuchen nicht ableiten. Die folgenden Versuche 72—74 indessen ermöglichen eine Antwort auf diese Frage. Sie werden im Prinzip so durchgeführt, daß die Bildung optischer Wegengramme unterbunden wird und optische Wartenengramme als einzige optische Engramme verfügbar sind.

*Versuche 72—74* (Abb. 7): In der Warte lauernd, fixiert das Versuchstier 5 min lang die Lampe L(X), und zwar in Versuch 72 (Abb. 7, oben) die Lampe L(0), die sich in der Mediosagittalen des hinteren Sehbereiches der in der Warte lauernden, mit dem Vorderpol zur Netzmitte ausgerichteten Spinne abbildet, in Versuch 73 (Abb. 7, Mitte) die Lampe L(90), die von der Warte aus unter einem seitlichen Blickwinkel zu sehen ist, und in Versuch 74 (Abb. 7, unten) die Lampe L(135), die sich im Sehbereich „schräg vorn" abbildet. Anschließend wird es im Dunkeln zur Netzmitte gelockt, dort hochgehoben und nach dem Absetzen am selben Ort belohnt.

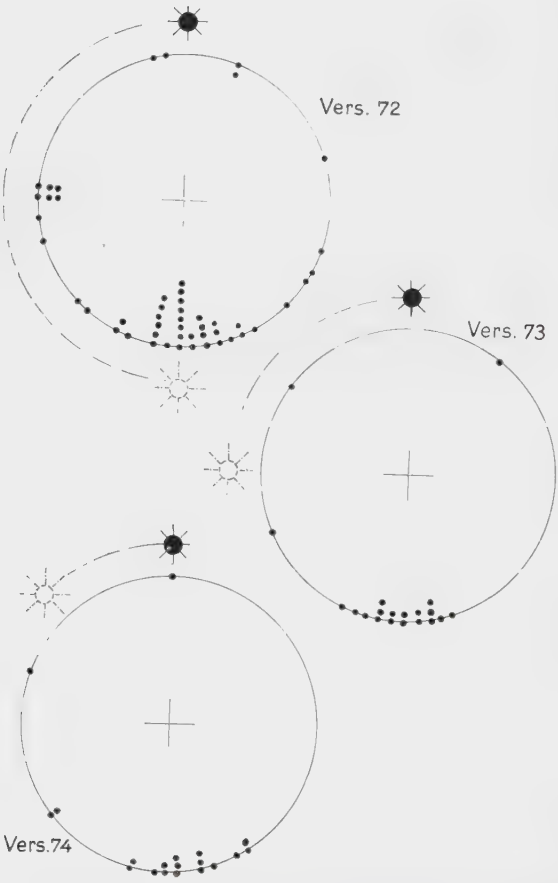



*Abb. 7:* Grundorientierung gegenüber einer Lampe (schwarzer Kreis) nach Wartenbelichtung (5 min). Bei der in der Warte lauernden Spinne lag die Fixierstelle hinten (oberes Diagramm), seitlich (mittleres Diagramm) und schräg vorn (unteres Diagramm). Sodann lief die Spinne im Dunkeln zur Netzmitte, wo sie hochgehoben und belohnt wurde

Gleich wo sich die Fixierstelle während der Wartenbelichtung befunden hat, niemals halten die Spinnen den Menotaxiswinkel zur Lampe ein, der sie geradenwegs zur Warte leiten würde, falls die Lampe die gleiche Stellung wie die von der Warte aus fixierte Lampe gehabt hätte. Denn die photomenotaktischen Sollrichtungen liegen für L(0), L(90), L(135) bei 0°, 90° bzw. 135° in bezug auf die Azimutalrichtung der auf dem Heimweg leuchtenden Lampe (schwarzes Lampensymbol in Abb. 7). Die Heimkurse sind in allen drei Versuchen grundorientiert, und zwar dominiert die negative Phototaxis. Berücksichtigt man noch, daß ein und dieselbe Spinne die Lampe L(X) mehrmals hintereinander in der gleichen Position 5 min lang fixiert hat und somit insgesamt Lichteindrücke über wesentlich längere Zeiten (bis über $^1/_2$ Std.) empfangen hat, so erscheint folgende Feststellung bereits hinreichend bewiesen: Die Trichterspinne vermag kein photomenotaktisches Wartenengramm zu bilden.

Ob diese Feststellung auch gilt, wenn der Netzkontakt nicht unterbrochen wird, diese Frage soll mit folgenden Versuchen beantwortet werden.

*Versuche 75—76:* Bevor die Spinne im Dunkeln einen geraden Hinweg zum Startbereich zurücklegt, leuchtet jeweils 1 min die Lampe L(135). Während des Heimkurses brennt die Lampe L(—135) (Versuch 75). Die Parameter der Richtungsverteilung lauten: $\beta = 15°$, $s = 19°$ ($n = 51$). In der zweiten Laufserie erblicken die Spinnen von der Warte aus keine Lampe; im übrigen wird wie im vorangehenden Versuch verfahren (Versuch 76). Als Verteilungsparameter ergeben sich: $\beta = 14°$, $s = 16°$ ($n = 67$).

Weder die Mittelrichtungen noch die Streuungswerte lassen sich statistisch voneinander absichern (WWF-Test: $P > 5\,\%$; W-Test: $P > 5\,\%$). Eine Einflußnahme des Wartenengrammes ist auch unter diesen Bedingungen nicht nachweisbar. Ferner sei darauf hingewiesen, daß die Wartenabweichungen nach Wegfall von optischen Hinweginformationen hochsignifikant höher ausfallen als nach einem Hinkurs im Hellen (WWF-Test: $P < 0{,}1\,\%$).

Es bleibt zu erörtern, wie sich das Wartenengramm nach einem Hinkurs im Hellen auswirkt. Wie die ganz im Hellen vollzogenen Ausläufe aus dem Versuchsprogramm von Abb. 5 beweisen, sind die geringen mittleren Wartenabweichungen unabhängig davon, ob die Spinne von der Warte aus eine Lampe mit den Hauptaugen sehen konnte oder nicht (Versuche 56, 58, 60, 62).

Zusammenfassend läßt sich feststellen, gewinnt die Spinne auf ihrem Hinkurs optische Informationen über die Lichtquelle, so spielt das Wartenengramm bei der Ausführung des Heimkurses keine merkliche Rolle. Infolge von Lichtentzug während des Hinkurses kann das Wartenengramm als Verstärkung der negativen Phototaxis nachweisbaren Einfluß auf die Ausführung des Heimkurses gewinnen. Ein Wartenengramm im Sinne der photomenotaktisch richtigen Kursrichtung vermag die Trichterspinne entgegen der früher geäußerten Auffassung (Görner 1958; Moller 1967) nicht zu bilden.

## 7. Das Zusammenwirken der Haupt- und Nebenaugen bei der Richtungsorientierung nach einer umgeschalteten Lampe

Orthopteren und Walzenspinnen können auf eine bestimmte Änderung der Lichtstärke hin ihre Lichtkurswinkel verkleinern oder vergrößern. Bei Orthopteren beruht diese als Proportionalwechsel bezeichnete Erscheinung auf dem Ein-, Aus- und Umschalten des photoinhibitorischen Systems, das im System der nach dem Prinzip der phototaktischen Gegenkopplung miteinander verschalteten Komplexaugen und Ocellen enthalten ist (Jander und Barry 1968). Bei Walzenspinnen scheinen allein die Nebenaugen den Proportionalwechsel zu bewerkstelligen. Mit ihren Haupt- und Nebenaugen verfügen die Walzenspinnen offenbar über ein System, das in ähnlicher Weise wie das Ocellen-Komplexaugen-System der Orthopteren arbeitet (Linsenmair 1968). — Es ist Anliegen der folgenden Versuche, die Wirkungszusammenhänge zwischen den Haupt- und Nebenaugen durch eine Analyse der Orientierungsreaktionen der Trichterspinne gegenüber Positions- und Helligkeitssprüngen der Lichtquelle zu klären. Der analytische Weg ist das Vergleichen der mittleren Wartenabweichungen, die bei verschiedenen Lichtintensitäten der Lampe an verschieden geblendeten Spinnen ermittelt worden sind.

Schon Moller (1970) hat auf diesem Wege die Frage nach der Intensitätsabhängigkeit der durch Umschalten bedingten Wartenabweichung aufgegriffen und verneint, weil sich die Wartenabweichungen nach Intensitätssprüngen von 10 : 100 lx nicht signifikant von denen nach Umschalten ohne Intensitätswechsel unterscheiden. Dem ist entgegenzuhalten, der Intensitätssprung um eine Größenordnung ist noch zu gering, als daß die durch ihn ausgelösten Reaktionen eine schlüssige Erkenntnis über die Intensitätsbewertung innerhalb des gesamten Arbeitsbereiches der Augen zuließen. In einer Serie eigener Versuche werden daher hohe (800 lx), mittlere (100 lx) und schwache (20 lx) Intensitäten, die beim Umschalten keine Veränderung erfahren, verwendet. In einer zweiten Versuchsserie wird zugleich mit der Lampenposition die Intensität (von 800 auf 22 lx bzw. von 22 lx auf 800 lx) verändert.

### 7.1 Orientierung nach Umschalten einer Lampe von gleichbleibender Intensität

*Versuche 77—93:* Die Spinne läuft zweimal heraus; L(X) ist eingeschaltet (Kontrollen). Sodann wird sie bei L(X) zur Netzmitte (Startbereich) gelockt; dort wird auf L(X+90) umgeschaltet. Nach zwei Kontrollausläufen bei L(X+90) wird auf L(X) umgeschaltet usw. (aus-

*Tab. 7:* Orientierung nach einer umgeschalteten Lampe von gleichbleibender Intensität

| Versuch | Lichtstärke | Blendung | Umschaltung | Mittelrichtung | Streuung (Anzahl) D |
|---|---|---|---|---|---|
| 77 | 20 lx | keine | L(-45) ⟶ L( 45) | ß = 45° | s = 28° ( 80) - 15° |
| 78 | 20 lx | keine | L( 30) ⟶ L(120) | ß = 46° | s = 26° ( 88) - 4° |
| 79 | 20 lx | keine | L(120) ⟶ L( 30) | ß = -50° | s = 25° (100) - 13° |
| 80 | 100 lx | keine | L( 90) ⟶ L(180) | ß = 48° | s = 27° ( 86) 0° |
| 81 | 100 lx | keine | L(-135) ⟶ L(135) | ß = -45° | s = 23° ( 45) - 6° |
| 82 | 800 lx | keine | L( 0) ⟶ L( 90) | ß = 67° | s = 26° ( 54) + 11° |
| 83 | 800 lx | keine | L( 90) ⟶ L( 0) | ß = -64° | s = 28° ( 56) + 11° |
| 84 | 20 lx | Hauptaugen | L(-45) ⟶ L( 45) | ß = 48° | s = 33° ( 68) |
| 85 | 20 lx | Hauptaugen | L( 30) ⟶ L(120) | ß = 43° | s = 27° ( 71) |
| 86 | 20 lx | Hauptaugen | L(120) ⟶ L( 30) | ß = -42° | s = 25° ( 70) |
| 87 | 100 lx | Hauptaugen | L( 90) ⟶ L(180) | ß = 41° | s = 26° (104) |
| 88 | 800 lx | Hauptaugen | L( 0) ⟶ L( 90) | ß = 62° | s = 32° ( 32) |
| 89 | 800 lx | Hauptaugen | L( 90) ⟶ L( 0) | ß = -68° | s = 24° ( 32) |
| 90 | 20 lx | Nebenaugen | L( 30) ⟶ L(120) | ß = 38° | s = 38° ( 51) |
| 91 | 20 lx | Nebenaugen | L(120) ⟶ L( 30) | ß = -39° | s = 33° ( 59) |
| 92 | 800 lx | Nebenaugen | L( 0) ⟶ L( 90) | ß = 71° | s = 29° ( 45) |
| 93 | 800 lx | Nebenaugen | L( 90) ⟶ L( 0) | ß = -61° | s = 26° ( 49) |

genommen: Versuch 87). — Reizrichtungen und Reizstärken sowie die gefundenen Mittelrichtungen und Streuungen der Verteilungen sind aus Tab. 7 ersichtlich. In Spalte D sind dort die Beträge der Richtungsdifferenzen zwischen den eigenen Versuchsergebnissen und den Werten, die MOLLER (1970) bei den gleichen Lampenazimuten und bei gleicher Lampenhelligkeit (100 lx) eingetragen sowie bei 10° geringerem Höhenwinkel ermittelt hat.

Wie aus der Tab. 7 (Spalte D) hervorgeht, sind die Mittelrichtungsbeträge in allen drei, bei 20 lx durchgeführten Umschaltversuchen mehr oder weniger auffallend geringer ausgefallen als die von MOLLER bei 100 lx ermittelten Vergleichswerte, während die bei hohen Intensitäten gewonnenen Beträge die Vergleichswerte deutlich übertreffen. Die Mittelrichtungen der ungeblendeten Tiere lassen sich gegen die von MOLLER (l. c.) postulierten theoretischen Heimkehrrichtungen oder sog. „Kompromiß-Sollrichtungen" von ± 55° (schwach) signifikant absichern (Test nach STEPHENS: $P < 5\,\%$, $P < 1\,\%$). Es ist daher der Schluß nicht zu umgehen, daß die mittlere Wartenabweichung ihrem Betrage nach mit der Intensität der verlagerten Lichtquelle wächst.

MOLLER (l. c.) erklärt die Richtungsabhängigkeit des Heimkurses durch Einwirken der Phototaxiskomponenten auf die Kompromiß-Sollrichtung. Infolgedessen kommen drei Erklärungsmöglichkeiten für die oben genannten eigenen Befunde in Betracht. 1) Es können sich bei gleichbleibender Lage der Kompromiß-Sollrichtung das Stärkeverhältnis der Phototaxiskomponenten und mithin die Amplituden der Abweichungen verändern. 2) Umgekehrt könnten sich die Kompromiß-Sollrichtungen verlagern, während die phototaxisbedingten Richtungsabweichungen den gleichen Kurvenverlauf nehmen. 3) Sowohl die Kompromiß-Sollrichtung als auch die systematischen Abweichungen in bezug auf diese könnten sich mit der Intensität verändern.

Da die Daten des genannten Verfassers für die Azimute L(0), L(90) keine nennenswerten Abweichungen von den Kompromiß-Sollrichtungen verzeichnen, sprechen die Umschaltversuchsergebnisse bei hohen Intensitäten für die Veränderung der Kompromiß-Sollrichtung infolge veränderter Intensitäten. Ob indes auch die systematischen Abweichungen von diesen Sollrichtungen intensitätsabhängig moduliert werden, läßt sich nicht sicher beurteilen. Von

der Hypothese MOLLERS ausgehend, scheint es aber begründet zu sein, wegen der Übereinstimmung der Grundorientierungsverteilungen (s. Abb. 4) bei 20 und 100 lx auch das Gleichbleiben der für das Zustandekommen der systematischen Abweichungen maßgeblichen Störgrößen anzunehmen. Damit steht in Einklang, daß auch die Richtungseinstellungen der Kontrolläufe, die dem Einfluß dieser Störgrößen gemäß der oben erwähnten Hypothese in gleichem Maße wie die Umschaltläufe ausgesetzt sind, keine Intensitätsabhängigkeit erkennen lassen. Die Richtungsabhängigkeit äußert sich nur in den Orientierungsreaktionen gegenüber dem Faktorenkomplex der Lampenversetzung, bei dem es sich um eine biologisch irrelevante Störung handeln dürfte.

Bei den ungeblendeten Spinnen bilden die Laufrichtungen nach Umschalten von L(30) auf L(120) und von L(0) auf L(90) Verteilungen, die mit der

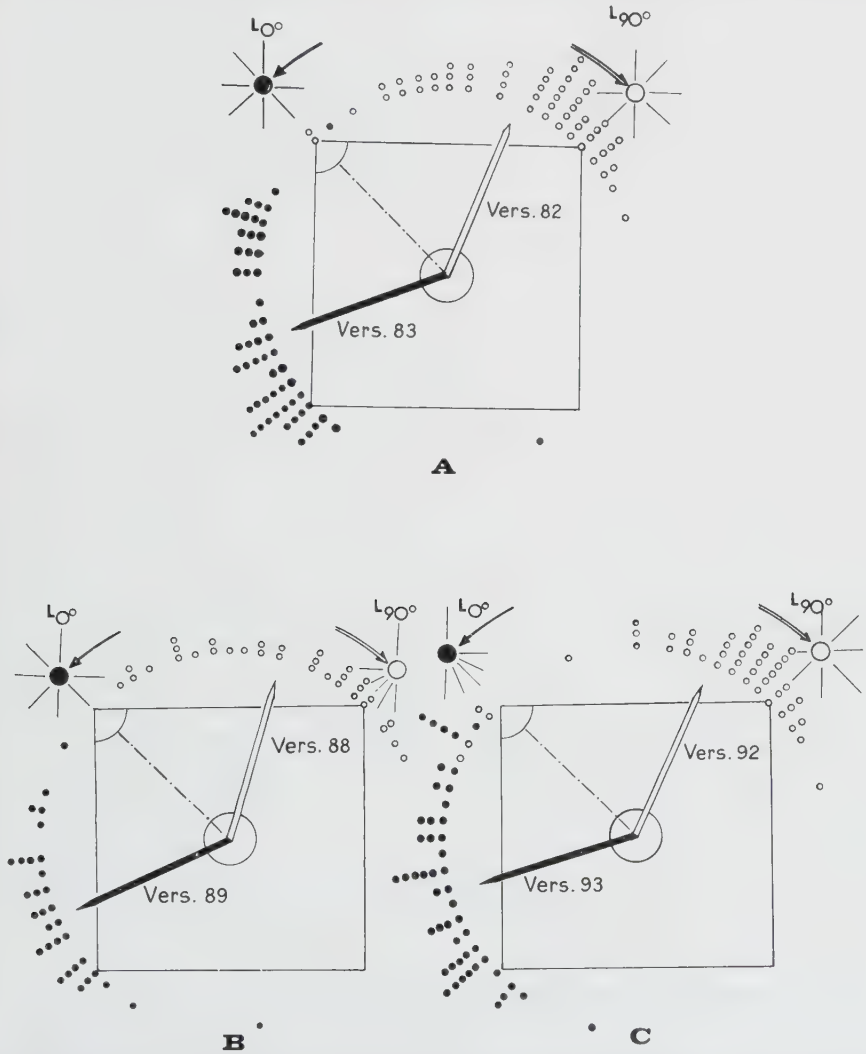



*Abb. 8:* Richtungsorientierung nach Wechsel der Position einer starken Lampe (800 lx) von L(0) auf L(90) (Kreise) und von L(90) auf L(0) (Punkte) für ungeblendete Spinnen (Diagramm A), Spinnen ohne Hauptaugen (Diagramm B) und Spinnen ohne Nebenaugen (Diagramm C)

Hypothese der zirkulären Normalverteilung verträglich sind ($\chi^2$-Anpassungstest: k = 8, P > 5 %), während das Umschalten in der Gegenrichtung Verteilungen nach sich zieht, die sich nicht zirkulären Normalverteilungen anpassen lassen ($\chi^2$-Anpassungstest: k = 8, P < 2,5 %, P < 5 %). Bei Lampenwechsel auf die niedrigen Azimute L(30) und L(0) wirkt sich, so muß man folgern, ein Faktorenkomplex in sehr ähnlicher Weise aus; bei Lampenwechsel auf die höheren Azimute L(120) und L(90) scheint dieser Komplex wirkungslos zu sein. Da sich für die Lampenwechsel zwischen L(30) und L(120) spiegelbildlich gleiche Fixierstellen in bezug auf die Rumpfmediane der auf dem mittleren Heimkurs befindlichen Spinne ergeben, kann dieser Komplex nicht mit Grundorientierungseinflüssen der umgeschalteten Lichtquelle zu tun haben. Spekulationen über seine Natur scheinen mir verfrüht zu sein.

Weder die parametrische (WWF-Test: P > 5 %) noch die nichtparametrische Vergleichsprüfung (Smirnov-Watson-$U^2$-Test: P > 5 %) decken irgendwelche signifikanten Unterschiede auf zwischen den Verteilungen der ungeblendeten Spinnen und denen der Spinnen, die nur mit einem der beiden Augentypen sehen können. Allein die Mittelrichtung von Versuch 79 ist gegen die Mittelrichtung von Versuch 91 schwach signifikant abzusichern (WWF-Test: P < 5 %). Mit dem nichtparametrischen Test (Smirnov-Watson-$U^2$-Test: P < 5 %) stellt man einen schwach signifikanten Unterschied zwischen der Verteilung der ungeblendeten Spinnen (Versuch 79) und derjenigen der Nebenaugen-geblendeten Spinnen (Versuch 91) fest. — Die Ausschaltung eines der beiden Augentypen (Haupt- oder Nebenaugen) beeinträchtigt die photomenotaktischen Orientierungsleistungen nicht wesentlich. Die Auffassung JANDERS (1965), die Nebenaugen von *Agelena* hätten nur Hilfsfunktionen bei der optischen Grundorientierung, ist damit endgültig widerlegt.

Es sei ferner darauf hingewiesen, daß sich der Sehbereich der Hauptaugen (s. Abb. 1) bis etwa 120° zu beiden Seiten in bezug auf die Rumpfmediane erstreckt, so daß die Versuchstiere ohne Nebenaugen auf dem Hinweg zum Startbereich nicht in der Lage gewesen sind, optische Informationen über die Lampenazimute L(30) und L(0) zu empfangen. Dennoch fallen die Orientierungsleistungen unter diesen Versuchsbedingungen nicht aus dem durch die anderen Befunde vorgegebenen Rahmen, wenn man von den erwähnten Unterschieden in den Verteilungen absieht, die sich vielleicht aus den grundverschiedenen Reizeingängen über die Hauptaugen während des Hinweges erklären. Unter den genannten Azimuten müssen also Heimwegengramme aus vorangehenden Kontrollausläufen verwendet werden. Wie der statistische Test belegt, sind die Bedingungen der Kurssteuerung nach Unterbrechung der optischen Reizfolge bei den Spinnen ohne Nebenaugen nicht ohne weiteres mit denen nach kontinuierlicher Reizung bei den ungeblendeten und den Hauptaugen-geblendeten Spinnen gleichzusetzen. Um dem Einwand der Verschiedenartigkeit der Reizeingänge zu entgehen, erscheint die Beschränkung auf den Vergleich zwischen den Orientierungshandlungen der ungeblendeten Spinnen und denen der Spinnen ohne Hauptaugen, also der Versuchstiere, bei denen die Sicht auf die Lampe rund um die Hochachse mit Hilfe der Nebenaugen ge-

*Tab. 8:* Differenzen zwischen den Mittelrichtungen der ungeblendeten Spinnen und denen der Spinnen ohne Hauptaugen

| Umschaltung<br>Lichtstärke | 120 / 30<br>20 lx | 90 / 0<br>800 lx | - 45 / 45<br>20 lx | 0 / 90<br>800 lx | 30 / 120<br>20 lx | 90 / 180<br>100 lx |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Richtungsdifferenz | - 8,1° | + 3,8° | + 2,6° | - 4,9° | - 3,4° | - 7,3° |
| Drehtendenz zur Lichtquelle | + | − | − | − | − | − |

währleistet ist, sinnvoll zu sein. Zu diesem Zweck werden in Tab. 8 die Differenzen zwischen den Mittelrichtungen der ungeblendeten Spinnen und denjenigen der Spinnen ohne Hauptaugen, die sich bei den sechs in der vorliegenden Arbeit vollzogenen Azimutwechseln ergeben haben, zusammengestellt. Diese Differenzen tragen das negative (positive) Vorzeichen, wenn sich durch die Blendung der Hauptaugen die Beträge der mittleren Wartenabweichungen verkleinern (vergrößern). Zusätzlich wird die Zunahme (Abnahme) des Lichtwinkels in bezug auf die Rumpfmediane der heimkehrenden Spinne negativ (positiv) vermerkt.

Obschon sich nur eine der Richtungsdifferenzen, nämlich für die bei dem Lampenwechsel L(90) → L(180) gewonnenen Befunde, statistisch — und zwar sehr gut (WWF-Test: $P < 0{,}1\,\%$) — absichern läßt, verdienen auch die anderen Richtungsdifferenzen m. E. in einem Interpretationsversuch der Funktion der Haupt- und Nebenaugen gewisse Beachtung als systematische Abweichungen. Wie aus der Tab. 8 hervorgeht, sind in zwei der insgesamt sechs Vergleiche die Wartenabweichungen ihrem Betrage nach bei den Spinnen ohne Hauptaugen größer ausgefallen als bei den ungeblendeten Tieren; damit scheidet die Erklärungsmöglichkeit mit Wahrscheinlichkeit aus, daß die Reizeingänge über die Hauptaugen einerseits und die Reizeingänge über die Nebenaugen andererseits Drehtendenzen induzieren, die sich bei den Normaltieren additiv superponieren.

Sieht man von dem ersten Wert in Tab. 8 ab, so äußert sich der Verlust der Hauptaugen in der Zunahme der Tendenz, die umgeschaltete Lichtquelle zu meiden. Die an Spinnen ohne Hauptaugen gewonnene Grundorientierungsverteilung (Abb. 4) zeigt demgegenüber eine starke Richtungspräferenz zur Lichtquelle auf. Sie läßt sich also entgegen der Erwartung nicht schematisch zur Erklärung der veränderten Mittelrichtungen bei den Spinnen ohne Hauptaugen heranziehen.

Blockiert man die Eingänge des visuellen Systems bis auf das rechte mediane Nebenauge (Versuche 94 und 95, Abb. 9), so weichen die Spinnen ebenso geringfügig von der Wartenrichtung ab, wie wenn alle Augen außer dem rechten Hauptauge geblendet worden sind (Versuche 96 und 97, Abb. 9). Die Mittelrichtungen folgen dem Drehsinn der Lampenumschaltung; sie unterscheiden sich für die alternativen Lampenwechsel hochsignifikant voneinander (WWF-Test: $P < 0{,}1\,\%$). Wenngleich damit eine geringfügige Bewertung der Lampe als photomenotaktischer Reiz nachgewiesen ist, so läßt sich doch feststellen, daß der Orientierungsmechanismus der Photomenotaxis weitgehend ausfällt, wenn nur noch ein Auge zur Perzeption der Lampe zur Verfügung steht. In dem Folgenden werden daher außer den symmetrischen Blendungstypen, die entweder durch Ausschalten der Hauptaugen oder durch Blenden der Nebenaugen entstehen, keine weiteren Blendungstypen für die Experimente verwendet.

### 7.2 Orientierung nach Stellungs- und Helligkeitswechsel der Lampe

*Versuche 98—109:* Die Versuchsmethode gleicht der der Versuche 77—93. Das Licht einer der beiden als Reizgeber dienenden Projektorlampen ist jedoch durch Vorsetzen von Neutralgläsern (in Tab. 9 durch Unterstreichung gekennzeichnet) auf 22 lx (33 sb) abgeschwächt; während die andere Projektorlampe in unverminderter Intensität (800 lx; 1180 sb) leuchtet. Die Positionen der Lampen $L(X) \rightarrow \underline{L(X+90)}$ bzw. $\underline{L(X)} \rightarrow L(X+90)$ werden alternierend getauscht (Tab. 9, Abb. 10).

Der paarweise Vergleich der in Tab. 9 zusammengestellten, für die gleichen Lampenazimute sich ergebenden Mittelrichtungen zeigt, daß die Mittel-

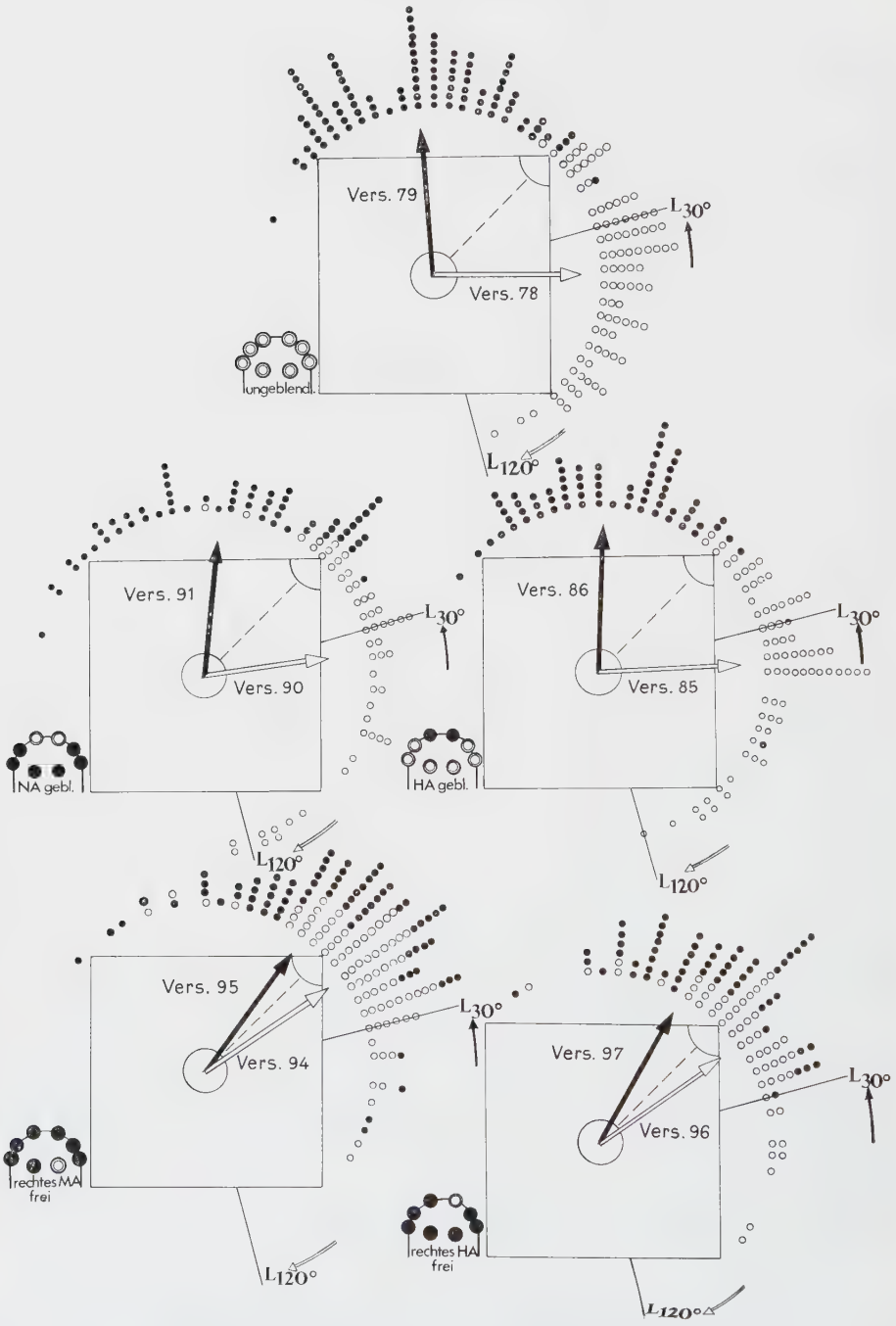



*Abb. 9:* Richtungsorientierung nach Positionswechsel einer schwachen Lampe (20 lx) von L(30) auf L(120) (Kreise) und umgekehrt (Punkte)

*Tab. 9:* Orientierung nach Positions- und Intensitätssprüngen

| Versuch | Blendung | Umschaltung | Mittelrichtung | Streuung | Anzahl |
|---|---|---|---|---|---|
| 98 | keine | L( 0) ⟶ L(90) | ß = 43,5° | s = 29° | n = 51 |
| 99 | keine | L( 0) ⟶ L(90) | ß = 66,5° | s = 26° | n = 40 |
| 100 | keine | L(90) ⟶ L( 0) | ß = -41,2° | s = 34° | n = 40 |
| 101 | keine | L(90) ⟶ L( 0) | ß = -61,5° | s = 32° | n = 45 |
| 102 | Hauptaugen | L( 0) ⟶ L(90) | ß = 39,0° | s = 33° | n = 33 |
| 103 | Hauptaugen | L( 0) ⟶ L(90) | ß = 59,6° | s = 27° | n = 41 |
| 104 | Hauptaugen | L(90) ⟶ L( 0) | ß = -41,8° | s = 34° | n = 39 |
| 105 | Hauptaugen | L(90) ⟶ L( 0) | ß = -65,8° | s = 30° | n = 35 |
| 106 | Nebenaugen | L( 0) ⟶ L(90) | ß = 18,0° | s = 32° | n = 40 |
| 107 | Nebenaugen | L( 0) ⟶ L(90) | ß = 47,2° | s = 31° | n = 31 |
| 108 | Nebenaugen | L(90) ⟶ L( 0) | ß = -24,5° | s = 29° | n = 46 |
| 109 | Nebenaugen | L(90) ⟶ L( 0) | ß = -53,1 | s = 32° | n = 34 |

richtungsbeträge nicht weniger als 20° und nicht mehr als 29° — und damit mehr oder weniger statistisch absicherbar (WWF-Test) — größer ausfallen, wenn die schwache Lampe durch die helle Lampe ausgetauscht, als wenn umgekehrt von der hellen Lampe auf die schwache Lampe gewechselt wird.

Diese Befunde beweisen ebenso wie die bei gleichen Lampenintensitäten gewonnenen Versuchsergebnisse von 7.1, daß die mittleren Wartenabweichungen nach Lampenverlagerung von der Lichtintensität der auf dem Heimweg brennenden Lampe abhängig sind. Die gegenteilige Auffassung von MOLLER (1970) ist somit zu korrigieren.

Nicht nur bei den ungeblendeten Spinnen, sondern auch bei den beiden übrigen Blendungstypen nimmt die mittlere Wartenabweichung mit der Lichtintensität zu. Während bei den Normaltieren und den Spinnen ohne Hauptaugen nach Vertauschung der schwachen mit der hellen Lampe Wartenabweichungsbeträge konstatiert werden, die fast an die Werte heranreichen, die nach Lampenwechsel bei gleichbleibend hoher Intensität zu verzeichnen sind, schlagen die Spinnen ohne Nebenaugen Mittelrichtungen ein, deren Beträge deutlich hinter den nach Umschalten ohne Intensitätswechsel ermittelten Werten zurückbleiben (Versuche 92/107: WWF-Test: $P < 0{,}1\,\%$; Versuche 93/109: WWF-Test: $P < 5\,\%$). Die Tiere dieses Blendungstyps wählen bei Lichtsprüngen von der hohen zur niedrigen Intensität hochsignifikant häufiger ($\chi^2$-Test: $P < 0{,}1\,\%$) Laufrichtungen, die kaum ($\leq |17{,}5|°$) von der Wartenrichtung abweichen, als die Tiere aus den beiden übrigen Gruppen. Sie verhalten sich in dieser Hinsicht auch völlig anders als in den Versuchen ohne Intensitätswechsel.

Das sensorische System der Hauptaugen allein, so muß man folgern, befähigt die Tiere nicht mehr in jedem Falle, die plötzlich abgeschwächte Lampe als optische Orientierungsmarke zu benutzen (Versuche 106 und 108). Angesichts der oben erwähnten Orientierungsleistungen kann es kaum Zweifel darüber geben, daß die Ursache für den teilweisen Ausfall der optischen Orientierungsreaktionen darin liegt, daß die Hauptaugen mehr Zeit benötigen, um sich an die schwache Intensität zu adaptieren, als in der kurzen Zeitspanne zwischen Lampenwechsel und Austritt des Rück-Starts verstreicht. Natürlich ist mit nicht adaptierten Augen keine Identifizierung oder Lokalisierung der Lichtquelle und infolgedessen auch keine Richtungsorientierung gegenüber der Lichtquelle mehr möglich. — Wo sich der physiologische Ort der Adaptation

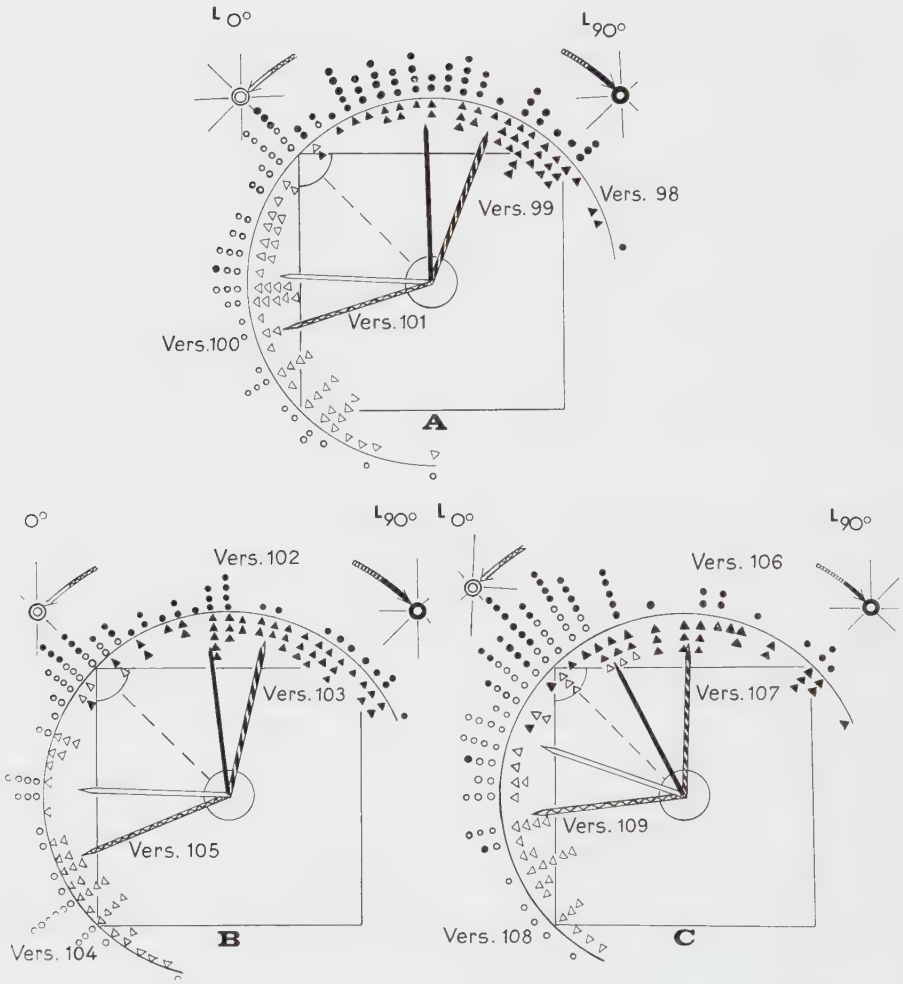



*Abb. 10:* Richtungsorientierung nach Positions- und Helligkeitswechsel der Lampe für ungeblendete Spinnen (Diagramm A), Spinnen ohne Hauptaugen (Diagramm B) und Spinnen ohne Nebenaugen (Diagramm C). Schwarze Symbole: Läufe nach Lampenwechsel von L(0) auf L(90); weiße Symbole: Läufe nach Lampenwechsel von L(90) auf L(0). Symbole außerhalb des Kreises: Läufe nach Intensitätsverminderung; Symbole innerhalb des Kreises: Läufe nach Intensitätserhöhung

befindet (in der Hauptaugenretina, im ZNS oder in synaptischen Kontakten zwischengeschalteter Neurone), das läßt sich mit derartigen verhaltensphysiologischen Versuchen nicht ausmachen und bleibt dahingestellt.

Es stellt sich noch die Frage, ob die über die Nebenaugen einfließenden, sprunghaft geänderten Reize in Abhängigkeit vom Adaptationszustand unterschiedlich bewertet werden. Da die Mittelrichtungen der Spinnen, die nur mit den Nebenaugen sehen können, so orientiert sind, als würde neben dem Lampenazimut nur die Intensität der versetzten Lampe (nicht aber die Intensität der auf dem Hinweg leuchtenden Lampe) bewertet, ist es unwahrscheinlich, daß innerhalb des geprüften Intensitäts- und Zeitbereiches Adaptationsvorgänge hineinspielen. Es besteht also ein qualitativer Unterschied zwischen den

Hauptaugen und Nebenaugen hinsichtlich der Anpassung der Lichtempfindlichkeit der Augen an die jeweilige Beleuchtung.

### 7.3 Leuchtdichteschwellen für die Richtungsorientierung nach einer Lichtquelle

Während die Literatur eine Fülle von Daten über die Sonnenorientierung von Arthropoden enthält, sind Angaben über die Empfindlichkeitsschwellen für richtende Außenreize, die beispielsweise für die Orientierung nach Himmelsmarken während der Nacht von Bedeutung sind, spärlich. Ferner sind Kenntnisse über das Verhalten des informationsverarbeitenden Systems innerhalb des Grenzbereiches seiner Leistungsfähigkeit für die Analyse des Systems selbst wichtig. Um die Leuchtdichteschwellen der Richtungsorientierung nach einer Lichtquelle zu bestimmen, wird in den folgenden Versuchen die Methode der Lampenversetzung erneut angewendet.

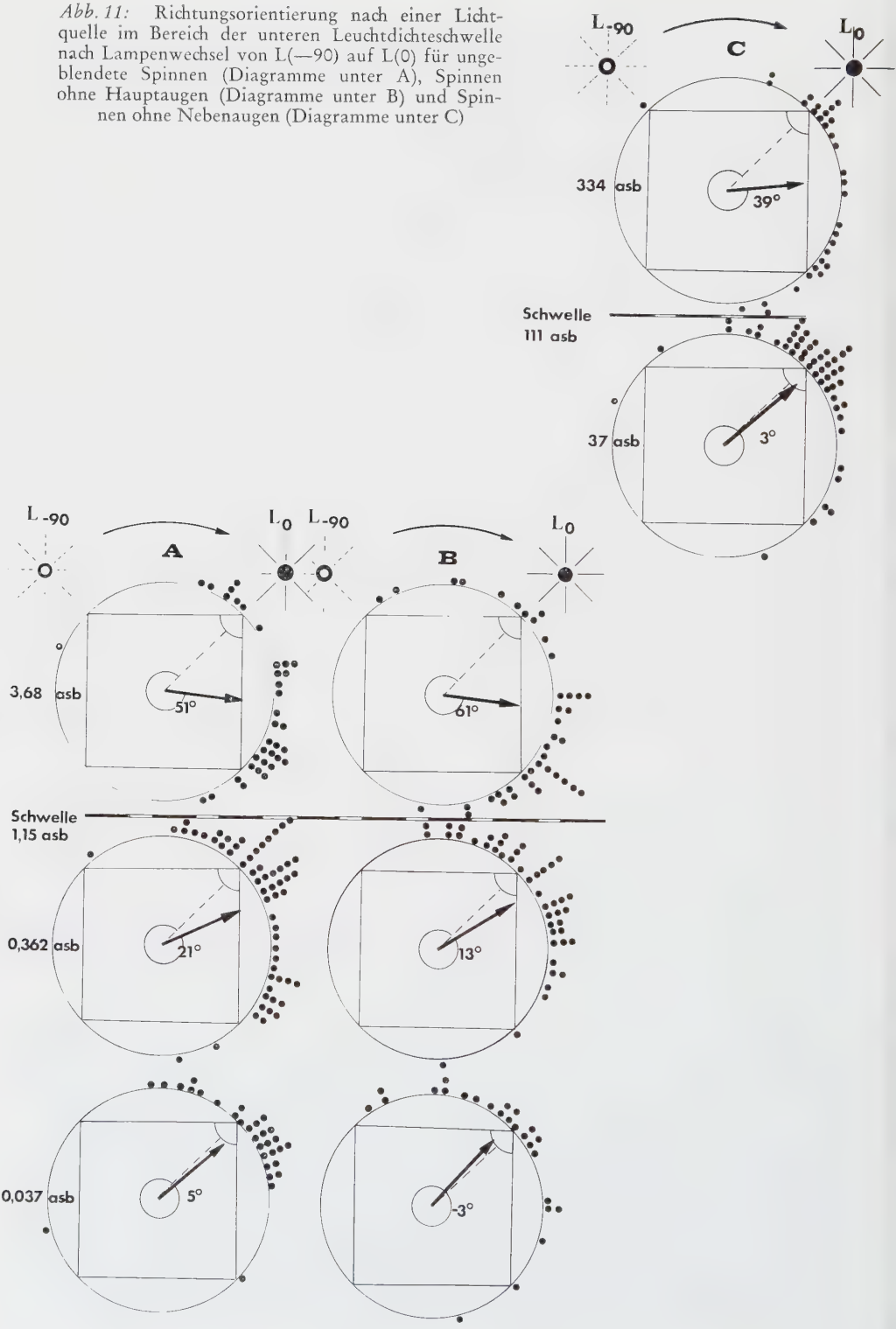
*Versuche 110—117:* Neutralgläser schwächen die Intensitäten der beiden Projektorlampen in gleichem Maße ab, bis die Spinnen, die sich zuvor nach L(—90) orientiert haben, das Versetzen der Lampen aus der Position L(—90) in die Position L(0) im Mittel nicht mehr mit einer deutlichen Wartenabweichung beantworten. (Das für Arthropoden wenig reizwirksame Rotlicht ist dermaßen reduziert worden, daß es für die Registrierung gerade noch ausreicht. Dies erfüllt den Zweck, die Dunkeladaptation des Versuchstieres, für die mindestens 30 min Zeit gelassen worden ist, was sich als ausreichend für ihre Vollendung erwiesen hat, nicht zu stören.)

Als Schwellenwert ist das geometrische Mittel aus der niedrigsten Leuchtdichte, die noch mit einer mittleren Wartenabweichung in der üblichen Größenordnung beantwortet wird, und der zehnfach niedrigeren Leuchtdichte, bei der keine derartige mittlere Wartenabweichung mehr zu verzeichnen ist, angegeben (Abb. 11): Für die ungeblendeten Spinnen liegt die in dieser Weise ermittelte Orientierungsschwelle bei einer Leuchtdichte von $0{,}366 \cdot 10^{-4}$ sb (1,15 asb), also um 4—5 Größenordnungen unter der des Vollmondes ($\leq 1$ sb). Da der Winkeldurchmesser der Lampe dem des Vollmondes entspricht, ist es wahrscheinlich, daß die Spinnen nachts den Mond als Orientierungsmarke selbst dann benutzen, wenn er nur ganz schwach durch die Wolken scheint.

Ist das Sehvermögen der Tiere auf die Nebenaugen beschränkt, so kommt der Schwellenwert dem der ungeblendeten Spinnen gleich. Bleiben umgekehrt ausschließlich die Hauptaugen frei, so ergibt sich der hundertfach höhere Schwellenwert von $0{,}352 \cdot 10^{-2}$ sb (111 asb).

Schon Bartels (1929) hat als untere Schwelle für die Richtungsorientierung der Trichterspinne unter Verwendung einer relativ großflächigen Quelle rötlich-gelben Lichtes den „ungefähren" Wert von 1/163 Normalkerzen ermittelt, der einem Wert von $1{,}43 \cdot 10^{-3}$ cd entspricht, der dem in der vorliegenden Arbeit ermittelten Wert recht nahe kommt ($5{,}75 \cdot 10^{-4}$ cd). — Die niedrigere Schwellenlage bei den allein mit den Nebenaugen sehenden Tieren läßt sich durch den Besitz eines Tapetums allein nicht erklären. Die Nebenaugen teilen zwar die Ausstattung mit Tapeten mit den Augen vieler nachtaktiver Tiere, so daß die vergleichende Betrachtungsweise eine höhere Lichtempfindlichkeit des Systems der Nebenaugen nahelegt. Das Tapetum ermöglicht jedoch günstigstenfalls nur eine Erhöhung der Lichtausbeute um das Doppelte; denn die geläufige Auffassung über die Funktion der Tapeten besagt, daß das Licht, das die Sehzellen schon einmal durchsetzt hat, von dem Tapetum reflektiert wird und die Sehzellen noch einmal erregt. Somit muß die Erklärung für die unterschiedliche Lichtempfindlichkeit der Haupt- und Nebenaugen einer eingehenden Strukturanalyse der Augen (insbesondere der Rezeptordichte, der Menge des eingelagerten Photopigmentes und der Ver-

*Abb. 11:* Richtungsorientierung nach einer Lichtquelle im Bereich der unteren Leuchtdichteschwelle nach Lampenwechsel von L(—90) auf L(0) für ungeblendete Spinnen (Diagramme unter A), Spinnen ohne Hauptaugen (Diagramme unter B) und Spinnen ohne Nebenaugen (Diagramme unter C)



schaltungsprinzipien der die optischen Sinnesmeldungen weiterleitenden Neurone) vorbehalten bleiben.

### 7.4 Richtungsorientierung nach Lampenwechsel am Ende eines gewinkelten Hinkurses

Jede Änderung der Kursrichtung führt zu einer entsprechenden Verlagerung des Lampenbildes auf der Retina. Die von einer raumfesten Lampe ausgelösten optischen Sinnesmeldungen sind ausschließlich Reafferenzen. Wie GÖRNER (1958, 1966) dargelegt hat, vermag die Trichterspinne auch von einem Beuteort, den sie über einen Umweg erreicht hat, im Dunkeln und im Hellen auf kürzestem Wege zur Warte zurückzukehren. Für derartige verwickelte Reizfolgenintegrationen ist die Beteiligung höherer nervöser Zentren zu fordern. Da die sensorischen Bahnen, die die Haupt- und Nebenaugen mit dem Zentralnervensystem verbinden, erst getrennt durch eine oder mehrere — Neuropileme genannte — Fasermassen oder Sehzentren laufen, ehe sie sich vereinigen (SASIRA-BABU 1965), war es denkbar, daß die von beiden Augensystemen aufgenommenen Lichtreize zu anderen Integrationsresultaten verarbeitet werden als die allein über die Nebenaugen empfangene optische Reizfolge.

Diese Überlegung ist der Anlaß für die folgenden *Versuche 118—119*, in denen das Orientierungsverhalten von normalsichtigen Tieren und von Spinnen ohne Hauptaugen nach Aufnötigung des in Abb. 12 dargestellten Hinweges und nach Lampenwechsel L($\pm 45$) am Ende dieses Hinweges untersucht worden ist. Bei dieser Untersuchung wird der motorischen Aktivität der Spinne im Startbereich in der Zeitspanne zwischen Lampenwechsel und Rück-Start Aufmerksamkeit gewidmet. Diese Beobachtungen werden gemäß den in Tab. 10 aufgeführten Gesichtspunkten klassifiziert.

*Tab. 10:* Orientierung nach Umschalten am Ende eines Umweges unter Berücksichtigung der motorischen Aktivität der Spinne innerhalb des Startbereiches

| Versuch | Motorische Aktivität | Blendung | Mittelrichtung | Streuung |
|---|---|---|---|---|
| 118 | nicht unterschieden | keine | ß = 73,8° | s = 25,1° |
| 118.1 | Spinne bewegt sich nicht u. startet in $< 1$ s | keine | ß = 62,1° n = 75 | s = 27,6° |
| 118.2 | Spinne bewegt sich nicht u. startet in $\geq 1$ s nach Umschalten | keine | ß = 69,1° n = 36 | s = 20,7° |
| 118.3 | Spinne bewegt sich im Startbereich | keine | ß = 84,3° n = 101 | s = 19,8° |
| 119 | nicht unterschieden | Hauptaugen | ß = 62,1° | s = 25,6° |
| 119.1 | Spinne bewegt sich nicht u. startet in $< 1$ s nach Umschalten | Hauptaugen | ß = 49,8° n = 37 | s = 21,6° |
| 119.2 | Spinne bewegt sich nicht u. startet in $\geq 1$ s nach Umschalten | Hauptaugen | ß = 49,8° n = 19 | s = 26,3° |
| 119.3 | Spinne bewegt sich im Startbereich | Hauptaugen | ß = 80,4° n = 44 | s = 26,1° |

Die gefundenen Gesamtverteilungen der ungeblendeten und der teillackierten Spinnen sind auf dem 1%-Niveau ($\chi^2$-Test, k = 10) signifikant verschieden. Da die Streuungswerte beider Richtungsverteilungen (für ungeblendete Spinnen: Versuch 118: s = 25,1°; für Spinnen ohne Hauptaugen:

Versuch 119: s = 25,6°) angenähert übereinstimmen, folgt, daß die Mittelrichtungen beider Verteilungen in signifikantem Maße voneinander differieren; und zwar weichen die Versuchstiere im ungeblendeten Zustand gesichert stärker von der Wartenrichtung ab als die Tiere, die ihrer Hauptaugen entbehren. Die durch die partielle Blendung hervorgerufene Mittelrichtungsänderung erweist sich als eine stärkere Zuwendung zur Lichtquelle; während bei dem gleichen Lampenwechsel am Ende eines geraden Hinweges eine geringe Abwendung von der Lichtquelle bei den Spinnen ohne Hauptaugen im Vergleich zu den Normaltieren in Erscheinung getreten ist.

Während sich die Gesamtverteilung der Laufrichtungen der ungeblendeten Spinnen (Versuch 118) nicht einer normalen Kreisverteilung anpassen läßt ($\chi^2$-Anpassungstest: k = 16, P < 0,1 %), unterscheidet sich die Gesamtverteilung der Laufrichtungen der Spinnen ohne Hauptaugen (Versuch 119) statistisch nicht von einer zirkulären Normalverteilung ($\chi^2$-Anpassungstest: k = 10, P > 5 %). Bei beiden Versuchstiergruppen sind die Richtungsverteilungen in jeder der drei Klassen von Tab. 10 mit den Hypothesen zirkulärer Normalverteilungen verträglich ($\chi^2$-Anpassungstest: k = 10, P > 5 %). Diese Feststellung erhärtet die Auffassung, daß die beschriebene Klasseneinteilung mindestens zwei verschiedene Kausalfaktoren voneinander trennt und daß hauptsächlich der Vollzug der Ortsbewegungen im Startbereich die Ursache für die Zunahme der Wartenabweichungen auf Werte ist, die nur noch um etwa 10° hinter den Sollrichtungen von ± 90° zurückbleiben (Tab. 10: Klasse 118.3 und 119.3).

Wie der statistische Vergleich der Verteilungen der beiden ersten Klasseneinteilungen mit der Verteilung der dritten Klasseneinteilung offenbart, bezieht sich der oben erwähnte Unterschied in den Mittelrichtungen der Gesamtverteilungen von ungeblendeten und Hauptaugen-geblendeten Spinnen allein auf die Heimkurse, vor denen keine motorische Aktivität notiert worden ist. Der Vergleich der in die ersten beiden Klassen eingeordneten Läufe macht weiterhin wahrscheinlich, daß die nach dem Umschalten bis zum Start verstreichende Zeit zwar in Anbetracht der Richtungszunahme von 7° (Versuche 118.1 und 118.2) als Ursache für das Größerwerden der Wartenabweichung nicht völlig auszuschließen ist, daß jedoch ein etwaiger Einfluß des Zeitfaktors hinter dem der motorischen Aktivität deutlich zurückbleibt.

Wählt man aus der Gesamtverteilung (Versuch X) der Heimkurse, die nach Lampenwechsel am Ende von geraden Hinwegen registriert worden sind, diejenigen aus, die sich durch ihre Bewegungsvorgeschichte (Vollzug von Bewegungen im Startbereich) auszeichnen, so erhält man die in Tab. 11 mit X.3 bezeichneten Mittelrichtungen.

Die mittlere Wartenabweichung aller in Tab. 11 aufgeführten Läufe, die sich an gerade Hinwege zum Startbereich und Bewegungsabläufe im Startbereich in der Zeit zwischen dem Lampenwechsel und dem Antritt des Heimlaufes anschließen, beträgt 80° und deckt sich ungefähr mit den Mittelrichtungen, die sich für die Heimkurse nach dem Umweg von Abb. 12 und nach Bewegungsabläufen im Startbereich ergeben haben. Damit ist nachgewiesen, daß der Vollzug von Bewegungen nach dem Lampenwechsel — unabhängig von dem Hinkursverlauf bis zum Lampenwechsel und unabhängig von dem Blendungszustand — eine drastische Zunahme der Wartenabweichungen hervorruft.

Wegen der großen Zahl der Versuchsausgänge liefert die statistische Auswertung der Kontrolläufe Aufschlüsse über das Orientierungsvermögen. Die Mittelrichtungen der auf die Umschaltläufe folgenden Kontrolläufe ($\beta$ = 7,1°; s = 12,8°) weichen signifikant (WWF-Test: P < 1 %) stärker von der War-

*Tab. 11:* Mittelrichtungen nach Lampenwechsel am Ende eines geraden Hinweges für die Gesamtverteilung (Versuch X) und nach Auswahl jener Läufe, vor deren Abläufen Bewegungen vollzogen worden sind (Versuch X.3)

| Versuch | Lichtstärke | Blendung | Umschaltung | Mittelrichtung |
|---|---|---|---|---|
| 77 | 20 lx | keine | L(∓45) ⇄ L(±45) | ß = 45° (n = 80) |
| 77.3 | " | " | " | ß = 77° (n = 23) |
| 84 | 20 lx | Hauptaugen | L(∓45) ⇄ L(±45) | ß = 48° (n = 68) |
| 84.3 | " | " | " | ß = 90° (n = 15) |
| 82 u. 83 | 800 lx | keine | L( 0) ⇄ L( 90) | ß = 66° (n =110) |
| 82.3 u. 83.3 | " | " | " | ß = 81° (n = 37) |
| 88 u. 89 | 800 lx | Hauptaugen | L( 0) ⇄ L( 90) | ß = 65° (n = 64) |
| 88.3 u. 89.3 | " | " | " | ß = 76° (n = 17) |
| 92 u. 93 | 800 lx | Nebenaugen | L( 0) ⇄ L( 90) | ß = 66° (n = 94) |
| 92.3 u. 93.3 | " | " | " | ß = 79° (n = 43) |

tenrichtung ab als die der zweiten ($\beta = 3{,}8°$; $s = 12{,}0°$) und dritten ($\beta = 3{,}7°$; $s = 11{,}2°$) Kontrollen. Die Wartenabweichung läßt sich als Zuwendung zur Lampe kennzeichnen. Die Mittelrichtungen der zweiten und dritten Kontrollen unterscheiden sich nicht signifikant voneinander (WWF-Test: $P > 5\,\%$); sie weichen jedoch beide signifikant (Test nach STEPHENS: $P < 1\,\%$) von der Wartenrichtung — zur Lampe drehend — ab. Wie MOLLER (1970) hat zeigen

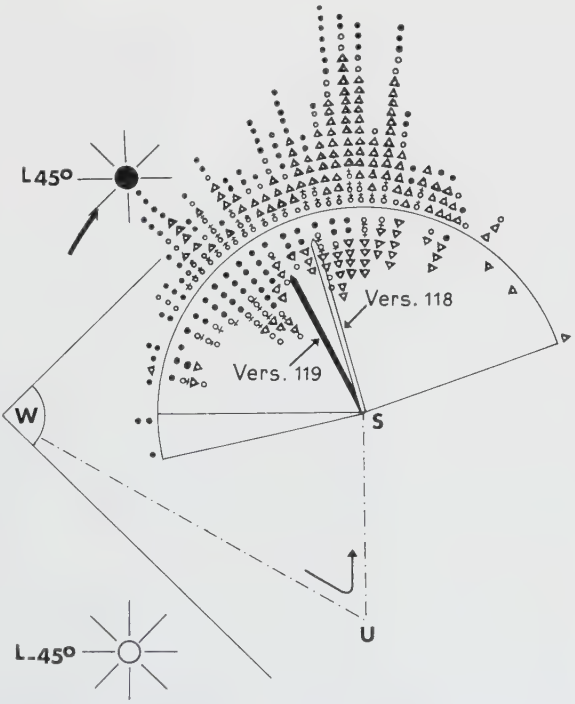



*Abb. 12:* Richtungsorientierung nach Lampenwechsel von L(∓45) auf L(±45) am Ende des Hinkurses über U nach S. Symbole außerhalb der Peripherie: Laufrichtungen von 20 ungeblendeten Spinnen; weißer Pfeil: Mittelvektor (Vers. 118); Symbole innerhalb der Peripherie: Laufrichtungen von 14 Spinnen ohne Hauptaugen; schwarzer Pfeil: Mittelvektor (Vers. 119).
Zwischen Lampenwechsel und Start sind die Tiere motorisch inaktiv; sie starten in $< 1$ s: • oder in $\geq 1$ s nach Lampenwechsel: ♂,♀. Die Tiere zeigen motorische Aktivitäten, die nichts mit der Heimkurseinstellung zu tun haben: △r: Versuchsablauf: 3 Kontrollen: Hinkurs bei L(—45). Sodann Vers. 118 bzw. Vers. 119: Hinkurs über U nach S bei L(—45), dort Lampe auf L(+45) gewechselt, Heimkurs bei L(+45). Anschließend 3 Kontrollen: Hinkurs über U′ (U′ ist der Spiegelpunkt von U bezüglich WS) nach S und Heimkurs bei L(+45). Sodann Lauf der dargestellten Versuche mit Lampenwechsel auf L(—45). (Das Vorzeichen dieses Laufes wird umgekehrt)

können, stehen die dritten und weiteren, auf den Umschaltlauf folgenden Läufe nicht mehr unter dem Einfluß der Umschaltung. Es spricht nichts dagegen, dieses Ergebnis auf die hier zu deutenden Kontrollheimkurse nach gewinkelten Hinkursen zu übertragen und die Wartenabweichungen als systematische Abweichungen auf Grund von Einflüssen zu deuten, die auf die während desselben Auslaufes empfangenen Reize zurückzuführen sind. Die sich in allen Kontrollen ausprägende Tendenz, sich der Lampe zuzuwenden, legt es nahe, die Ablenkungen auf Einwirkungen der positiven Phototaxis zurückzuführen. Die Lampe bildet sich im vorderen Sehbereich der heimlaufenden Spinne ab. Für derartige Lampenkonstellationen sagt die Hypothese von MOLLER (1970) das Vorherrschen von Einflüssen der positiven Phototaxis voraus, obgleich sich gerade diese Aussage der Hypothese statistisch nicht absichern ließ. Die hier sicherbare Wartenabweichung verstärkt die Tragfähigkeit der Hypothese.

Abschließend sei darauf hingewiesen, daß sich die Spinnen ohne Hauptaugen in den ersten Kontrollen ($\beta = 10{,}4°$; $s = 16{,}2°$) sowie auch in den zweiten ($\beta = 6{,}1°$; $s = 13{,}3°$) und dritten ($\beta = 5{,}6°$; $s = 13{,}4°$) Kontrollen schwach signifikant (WWF-Test: $P < 5\,\%$) stärker der Lichtquelle zuwenden als die entsprechenden Kontrollen der Normaltiere. Bei den Tieren dieses Blendungstyps fallen die Streuungen der ersten Kontrollen und die der dritten Kontrollen schwach signifikant höher (W-Test: $P < 5\,\%$) aus als die entsprechenden Läufe der ungeblendeten Spinnen. Störungen des Integrationsmechanismus, die gravierender sind als die genannten, treten nach Ausschalten der Hauptaugen nicht auf.

### 7.5 Richtungsorientierung nach Lampenwechsel und Intensitätswechsel vor Vollendung eines gewinkelten Hinkurses

Es wird in den folgenden Versuchen gefragt, welche Wirkung die exogene Veränderung der räumlichen Lage und Intensität der Orientierungslampe vor Beendigung des Hinkurses entfaltet.

*Versuche 120—121:* Nachdem die Spinne zwei Kontrollausläufe über U und S bei L(120) vollzogen hat, wird sie bei L(120) (Intensität: 800 lx) bis U gelockt, wo L(120) mit L(—150) (Intensität: 800 lx) getauscht wird. Sodann wird ihr das Hinwegstück bis S aufgenötigt (Versuch 120). Nachfolgend wird wie oben verfahren; es wird jedoch bei U auf die schwache Lampe L(—150) (Intensität: 22 lx) umgeschaltet usw. wie oben (Vers. 121, Abb. 13).

Die gefundenen Verteilungen sind statistisch nicht voneinander zu unterscheiden (Smirnov-Watson-$U^2$-Test: $P > 5\,\%$). Im Gegensatz zu Lichtreizsprüngen, die nach Vollendung eines Hinkurses gesetzt werden, haben Lichtreizsprünge, die bereits vor Beendigung des Hinkurses appliziert werden, keine Änderung der mittleren Heimkursrichtung zur Folge (WWF-Test: $P > 5\,\%$), die sich kreisstatistisch sichern läßt. Wie aus der schwach signifikanten Streuungszunahme (W-Test: $P < 5\,\%$) hervorgeht, ist aber die Präzision der photomenotaktischen Einstellungen infolge der Intensitätswechsel verringert.

Diese Befunde weisen auf einen Zeitgang des Verrechnungsvorganges hin, wie er bei anderen Arthropoden ebenfalls gefunden worden ist. Ameisen (JANDER 1957) und Käfer (WILLRICH 1931) halten helligkeitsunabhängig an einem menotaktischen Kurs zur Lichtquelle fest, wenn sich die Lichtintensität langsam geändert hat oder wenn nach dem Intensitätswechsel einige Zeit vergangen ist. Gegenüber schnell erfolgenden Reizwechseln können sie sich so verhalten, als wären ihre Laufkurse für kurze Zeit intensitätsabhängig.

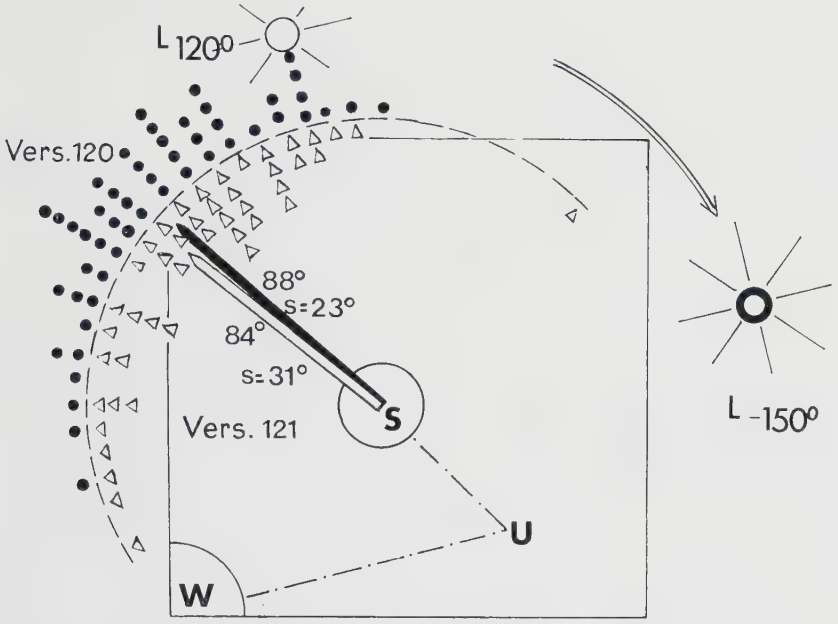



*Abb. 13:* Richtungsorientierung nach Lampenwechsel vor Vollendung des gewinkelten Hinkurses von W über U bis S bei invarianter Lampenintensität (schwarze Punkte; schwarzer Pfeil) und bei Intensitätswechsel von 800 lx auf 22 lx (Dreiecke; weißer Pfeil)

Da die Trichterspinne selbst bei der durch die Lampenversetzung eingebrachten Störung ihren mittleren Heimkurs weitgehend intensitätsunabhängig zu steuern vermag, ist die Folgerung begründet, daß sie erst recht unter Normalbedingungen — bei raumfester Lage der Himmelsmarke — in der Lage ist, trotz Intensitätsschwankungen der Himmelsmarke, die in der natürlichen Umwelt infolge der Filterwirkung vorbeiziehender Wolken nicht selten vorkommen dürften, direkten Kurs zur Warte zu halten. Daß sich die Richtungsverteilungen der Kontrollen, die für die Intensitäten von 20 und 800 lx ergeben haben, statistisch nicht voneinander unterscheiden (Smirnov-Watson-$U^2$-Test: $P > 5\,\%$) spricht für die Richtigkeit dieser Folgerung. Sieht man von dem unteren Schwellenbereich der Intensität (s. 7.3) ab, innerhalb dessen die Kontrollaufrichtungen hochsignifikant (W-Test: $P < 0{,}1\,\%$) stärker streuen als diejenigen bei der hohen Intensität von 800 lx, so ist abschließend festzustellen, daß die phylogenetisch ältere Intensitätsabhängigkeit (Jander 1965) bei beiden Formen der optischen Richtungsorientierung der Trichterspinne — der Photomenotaxis und der optischen Grundorientierung — kompensiert wird. Die letztgenannte Orientierungsform ist demzufolge mit Jander (1960) als Metaphototaxis zu bezeichnen. Der biologische Vorteil dieses Orientierungsverhaltens braucht nicht erst betont zu werden.

## 8. Diskussion

Die Antwort auf die Frage nach der Bedeutung der Haupt- und Nebenaugen für die Photomenotaxis der Trichterspinne, mit der sich die vorliegende Arbeit in der Hauptsache befaßt, lautet: Die Trichterspinne ist imstande, mit dem System der beiden Hauptaugen oder allein mit dem System ihrer Neben-

augen mit Hilfe einer Orientierungslampe den Lichtkurs zu steuern, der sie geradenwegs vom Beuteort zurück zur Warte führt. Bei der menotaktischen Orientierung nach einer Lichtquelle kommt dem System der Nebenaugen sogar größere Bedeutung zu als den beiden Hauptaugen; denn erstens umspannen die Sehfelder aller sechs Nebenaugen zusammen im Gegensatz zu den Blickfeldern der beiden Hauptaugen das ganze Himmelsgewölbe über dem Horizont (GÖRNER 1958), zweitens vermitteln die Nebenaugen noch bei niedrigeren Intensitäten die optische Richtungsorientierung als die Hauptaugen, und drittens adaptieren sich die Nebenaugen im Unterschied zu den Hauptaugen ohne merkliche Verzögerung an die niedrige Beleuchtung.

Lediglich die Präzision der Orientierung, für die die Streuung ein reziprokes Maß liefert, ist in einem Umschaltversuch (Versuch 90) nach Blenden der Nebenaugen gegenüber den Normaltieren schwach signifikant (W-Test: $P < 5\,\%$) beeinträchtigt. In diesem Versuchsfall vermochten die Spinnen ohne Nebenaugen die Lichtquelle auf dem Hinkurs gar nicht zu sehen. Dies zwingt zu der Annahme, daß die Tiere optische Informationen benutzt haben, die sie auf den Heimkursen vorhergehender Ausläufe eingespeichert haben. Infolgedessen wäre es falsch, würde man von der schlechteren Orientierungsleistung auf ein schlechteres Orientierungsvermögen auf Grund geringerer Fähigkeiten der Hauptaugen zur Identifikation, Lokalisation und Integration von Lampenreizen schließen.

Da in manchen anderen Spinnenfamilien die Sehschärfen beider Augentypen sehr unterschiedlich sind, schien es angezeigt, mikroskopische Schnitte durch Haupt- und Nebenaugen der Trichterspinne, die GÖRNER angefertigt hat, unter diesem Aspekt zu prüfen. Ich zählte im Längsschnitt durch ein Hauptauge 18 und im Längsschnitt durch ein vorderes Seitenauge 26 Rhabdome. Unter Berücksichtigung der angenähert gleich dichten Verteilung der Rhabdome und des Gesichtsfeldwinkels ergibt sich ein anatomischer Sehwinkel von ca. 5° für das vordere Seitenauge. Wegen der zahlreichen Fehlermöglichkeiten handelt es sich hierbei nur um eine sehr grobe Abschätzung des Rasterabstandes zweier benachbarter Rhabdome. Immerhin vermittelt sie einen Eindruck, wie gering das Auflösungsvermögen der Nebenaugen sein dürfte. Da die Blickfelder der Hauptaugen unter Ausnutzung der retinalen Bewegungen am lebenden Tier bestimmt worden sind, ist eine entsprechende Abschätzung für die Sehschäfe der Hauptaugen nicht möglich. Doch ist angesichts der geringeren Zahl der Rhabdome bei etwas größerem Linsendurchmesser die Sehschärfe der Hauptaugen nicht höher einzuschätzen.

Die mittlere Wartenabweichung, die die Heimkurse nach Lampenwechsel am Ende eines Hinweges aufweisen, ist eine Funktion des Umschaltwinkels (MOLLER 1970), der Lampenazimute (MOLLER 1970; eigene Befunde), des Hinkursverlaufes, der motorischen Aktivität in dem Zeitintervall zwischen Lampenwechsel und Antritt des Rück-Starts, der Dunkelpause während des Lampenwechsels, der Intensität der Lichtquelle und des Blendungszustandes.

Bei den Lampenwechseln zwischen L(0) und L(90) verschieben sich die mittleren Wartenabweichungen nach Blendung der Hauptaugen gegenüber denen der Normaltiere um 4°, während sie nach Blendung der Nebenaugen um den gleichen Betrag im entgegengesetzten Sinn verlagert werden. Formal gesehen sind die Mittelrichtungen der Normaltiere die Mittelwerte der mittleren Wartenabweichungen der beiden alternativen Blendungstypen (vgl. Versuche 88, 82, 92; bzw. Versuche 89, 83, 93). Bei den alternativen Lampenwechseln ist das Vorzeichen der Richtungsverlagerung infolge der Teilblendung jeweils gegensätzlich. Obwohl diese Werte keine statistisch gesicherte

Evidenz darstellen, verdienen sie doch Beachtung als Hinweise auf einen photomenotaktischen Antagonismus zwischen den Haupt- und Nebenaugen. Hiermit deutet sich eine Parallele zu dem bei Orthopteren entdeckten und analysierten Prinzip der phototaktischen Gegenkopplung zwischen Ocellen und Komplexaugen an (JANDER und BARRY 1968). Für ein wahlweises An- und Abschalten eines photoinhibitorischen Systems, das die Orthopteren mit den Walzenspinnen (LINSENMAIR 1968) gemeinsam haben, gibt es bei der Trichterspinne keinerlei Hinweise, denn Proportionalwechsel der Intensitätsabhängigkeit sind nicht beobachtet worden.

Einer Erörterung bedarf die Frage, warum die mittlere Wartenabweichung, die nach Lampenwechsel kurz vor Ergreifen der Beute beobachtet worden ist, hinter dem Versetzungswinkel der Lampe zurückbleibt, so daß sie in der Literatur (GÖRNER 1966, 1973; MOLLER 1970) als „Kompromißrichtung" zwischen der Wartenrichtung und der azimutgerechten Lichtkursrichtung (der „optischen Sollrichtung") bezeichnet wird. Es ist aus der Literatur über die Orientierung bekannt, daß in Konflikt stehende Orientierungsreize — etwa divergierende Licht- und Schwererichtungen an einer gekippten Lauffläche — Kompromißeinstellungen zwischen beiden Richtungen zur Folge haben können. Derartige Kompromißeinstellungen werden — meist ohne eine hinreichende quantitative Analyse — auf die additive Verrechnung der von beiden Orientierungssystemen hervorgerufenen Drehtendenzen zurückgeführt. In Anlehnung an dieses Wissensgut hat GÖRNER (1958, 1966, 1973) das Konzept formuliert, daß die nach Lampenwechsel auftretende Kompromißrichtung durch das Gegeneinanderwirken des idiothetischen Orientierungssystems und des optischen Orientierungssystems zustande käme. Erst zu aktuellen Anlässen, wie sie z. B. durch den erfolgreichen Beutefang gegeben sind, werden beide Systeme miteinander gekoppelt, so daß nach Lampenwechsel, durch den die optische Sollrichtung entsprechend dem Versetzungswinkel von der Wartenrichtung abgelenkt werde, durch vektorielle Addition der idiothetischen Sollrichtung und der optischen Sollrichtung eine optisch-idiothetische Kompromißrichtung resultiere.

Dem ist entgegenzuhalten, daß der Nachweis für die Existenz des idiothetischen Orientierungsmechanismus bei der Trichterspinne bisher nur unter Ausschluß richtender Außenreize (Lichtquelle, Netzneigung, Netzspannung) geführt worden ist, während die Spinnen in den hier zu deutenden Versuchen mit Lampenwechsel Lampenreize auf den vorhergehenden Hinkursen percipieren konnten. Somit lassen diese Versuchsbedingungen keine Entscheidung darüber zu, ob die Information über die vorausgegangene Bewegungsfolge des Hinkurses, die Bestandteil der für die Heimkurssteuerung maßgeblichen Rauminformation ist, aus der Eigeninformation stammt oder Außenreizen entnommen wird — m. a. W., ob die Information idiothetisch oder allothetisch gewonnen wird (MITTELSTAEDT und MITTELSTAEDT 1973). Als Alternative zum rein idiothetischen Informationserwerb wäre ein Informationsgewinn aus der Reizzeit, während welcher die Lichtquelle auf dem Hinweg fixiert worden ist (JANDER 1957), oder aus der optomotorischen Reizverarbeitung, die das bei der Ortsbewegung verschobene retinale Bild des optischen Untergrundmusters auswertet (HASSENSTEIN und REICHARDT 1956) denkbar.

Bei den Versuchen mit Lampenwechsel beobachtet man zum Teil Läufe, die kaum oder gar nicht oder erst nach einem Stück des Heimweges plötzlich von der Wartenrichtung abweichen. Schon die unmittelbare Beobachtung läßt den Eindruck entstehen, „als ob die Spinne einen der beiden Orientierungsmechanismen ständig oder zeitweise ‚abschalten' kann" (GÖRNER 1966). Der

auf dieser Beobachtung sich gründenden Annahme des wahlweisen An- und Abschaltens eines der beiden Orientierungsmechanismen lassen sich folgende Erklärungsmöglichkeiten gegenüberstellen. Bis der mit dem Lampenwechsel in Gang gesetzte Vorgang die Augen, die afferenten Bahnen, das Zentralnervensystem und die efferenten Bahnen sowie die Muskeln durchlaufen hat und die Gegenwirkung gerade beginnt, vergeht Zeit, die Totzeit des Systems. Da die Spinne den Rück-Start nicht selten in weniger als einer Sekunde nach Umschalten antritt, könnte diese Zeit noch innerhalb dieser Totzeit liegen und die Orientierungshandlung allein mit dem Orientierungskommando gesteuert werden, das durch Lichtreizung mit der auf dem Hinweg brennenden Lampe zustande gekommen ist und das daher die Raumlage der ausgeschalteten Lampe widerspiegelt. Eine Kombination von Steuerungs- und Regelungsvorgängen nach Art einer Abtastregelung würde die verzögerte Bewertung der versetzten Lampe kybernetisch im ersten Ansatz erklären. Dafür spricht die Beobachtung, daß die Hinkurse und die ersten Heimkurse einer Laufserie häufiger in Folgen von Schrittserien, die durch kurze Pausen unterbrochen sind, vollzogen werden. — Als eine Parallele zu einer solchen Orientierungshandlung durch Steuerung sei die visuelle Orientierung der Springspinnen erwähnt. Diese Tiere sind fähig, sich in die Fixierstellung gegenüber einem Objekt zu drehen, unabhängig davon, ob eine visuelle Rückkopplung während der Ausführung der Wendebewegungen auf das Ziel hin möglich ist oder nicht (LAND 1971).

Um die Kompromißrichtung zu erklären, könnte man weiter annehmen, daß bald infolge der Lichtreizung mit der umgeschalteten Lampe ein zweites, aktuelles Orientierungskommando ausgebildet wird. Dieses Kommando gerät mit dem ersten, zurückbleibenden Kommando in Konflikt, wird mit ihm verglichen und zu einem Gleichgewichtszustand oder Korrelationsresultat verrechnet. Angesichts der Systemanalyse der Optomotorik des Rüsselkäfers *Chlorophanus* (HASSENSTEIN und REICHARDT 1956) scheint diese Annahme nicht abwegig zu sein. Wie diese Analyse aufzeigt, bleibt der Intensitätswert eines Bildpunktes in einem körpereigenen Koordinatennetz eingespeichert; er wird mit dem Intensitätswert des zweiten an benachbarter Stelle zu einem späteren Zeitpunkt eintreffenden Reizes verglichen. Ähnliche Leistungen hat HORRIDGE (1966 a, b) beim Studium des „opto-kinetic memory" bei *Carcinus* und *Locusta* gefunden.

Je komplizierter der Hinkursverlauf bis zum Lampenwechsel im Startbereich ist, um so größer ist die mittlere Wartenabweichung. Diese nimmt weiter zu, falls die Spinne nach dem Lampenwechsel noch Bewegungen ausführt, bis sie startet. Gemäß der überkommenen Auffassung von GÖRNER (1958, 1966) würden diese Befunde wie folgt zu deuten sein: Die Erschwerung der Bewegungsfolge durch Aufnötigung eines komplizierteren Hinkurses behindere die idiothetische Orientierung oder setze sie womöglich ganz außer Funktion; sie verstärke relativ dazu die optische Orientierung, so daß sich die Kompromißrichtung aus beiden Orientierungskomponenten mehr der optischen Sollrichtung nähere. Gegen diese Deutung ist einzuwenden, daß der optische Reizeingang ebenfalls durch die kompliziertere Bewegungsfolge verwickelter wird, so daß man mit der analogen Überlegung auch die Abschwächung der optischen Orientierung begründen könnte.

Statt dessen sei hier die obige tentative Hypothese über den Vergleich zweier Orientierungskommandos dahingehend erweitert, daß das ursprüngliche Orientierungskommando besonders starken Einfluß auf die Orientierungshandlung ausübt, solange keine weitere reafferente Verarbeitung dieses Kommandos gemäß der im Startbereich ausgeführten Bewegungsfolge stattfindet.

Auch das Zwischenschalten einer Dunkelpause scheint den Vergleichsvorgang stark in der Weise zu modifizieren, daß der Einfluß des ersten Kommandos abnimmt und der des aktuellen Kommandos zunimmt.

Auch auf Grund des Befundes von Versuch 122 erweist sich die Konzeption des rein optischen Orientierungsmechanismus als fragwürdig. Wird die optische Reizfolge integriert, so müßte nach Umschalten vor Vollendung des Hinweges die Wartenabweichung geringer ausfallen als nach Umschalten am Ende des Hinweges. Das Versuchsergebnis widerspricht dieser Folgerung. — Es erhebt sich die Frage: Wie kommt das Orientierungskommando zustande? Diese Frage wird in einer weiteren Arbeit in dieser Zeitschrift behandelt.

## Zusammenfassung

Die Photomenotaxisrichtungen, die die zur Warte heimkehrenden Trichterspinnen (*Agelena labyrinthica* Cl.) auf ihren horizontalen Netzen einschlugen, wurden analysiert.

1. Wurde die Lampe um 90° versetzt, kurz bevor die Spinne die Beute ergriff, so wich die Mittelrichtung weniger als 90° von der Heimrichtung ab. Diese Abweichung war nicht nur eine Funktion des Azimuts und des Versetzungswinkels der Lampe, sondern sie variierte auch mit dem Hinkursverlauf, dem Zeitintervall ohne Lichtreizung während des Lampenwechsels, der Lichtreizung während des Wartenaufenthaltes der Spinne, dem Ausmaß der partiellen Blendung des visuellen Systems und der Lichtintensität.

2. Ausschalten der Hauptaugen oder Ausschalten der Nebenaugen hatte nur einen geringen oder gar keinen signifikanten Effekt auf die photomenotaktische Orientierung. Spinnen, die nur mit einem hinteren Medianauge oder einem Hauptauge sehen konnten, orientierten sich nicht nach der Lampe.

3. Ungeblendete Spinnen vergrößerten (verkleinerten) die mittleren Wartenabweichungen ebenso wie Spinnen ohne Hauptaugen und Spinnen ohne Nebenaugen, falls die Lichtintensität sprunghaft erhöht (erniedrigt) worden war. Die Mittelrichtungen waren jedoch nicht abhängig von Intensitätssprüngen, die gekoppelt mit dem Lampenwechsel vor Vollendung des Hinkurses oder nach Unterbrechung des Netzkontaktes gesetzt worden waren. Die Photomenotaxisschwelle mit Hilfe der Nebenaugen lag bei $0{,}366 \cdot 10^{-4}$ sb; sie lag um den Faktor 100 niedriger als der für die Hauptaugen geltende Schwellenwert.

4. War die Lampe auf dem Hinweg sichtbar, vermochten die Spinnen keinen Lichtkurs auszuführen; es sei denn, sie verfügten über optische Engramme aus früheren Läufen. Die Perzeption einer Lampe während des Wartenaufenthaltes hatte eine Ablenkung der Kursrichtung zur Richtung der negativen Phototaxis zur Folge. Bei Spinnen ohne Hauptaugen trat diese Erscheinung nicht auf.

5. Hatten die Spinnen zuvor keinen Hinkurs vollzogen, hielten sie keine geraden Kurse ein. Mit freien Augen orientierten sie sich spontan vorherrschend negativ phototaktisch, mit geblendeten Hauptaugen überwiegend positiv phototaktisch.

6. Die Spinnen, deren Netzkontakt unterbrochen oder deren Hauptaugen geblendet worden waren, wichen in ähnlichem Maße von der theoretischen Heimrichtung ab wie die Normaltiere.

## Summary

### The Role of the Principal and Accessory Eyes in the Photomenotactic Orientation of the Funnel Spider *Agelena labyrinthica* (Cl.)

The photomenotactic orientation of funnel spiders (*Agelena labyrinthica* [Cl.]) returning to their retreat was studied by measuring the direction of their course on the horizontal webs.

1. If a lamp was shifted 90° just before the spider caught its prey the mean return course deviated less than 90° from the direction of the retreat. This deviation was not only a function of the azimuth of the light and of the amount it had been moved, but also varied with the course taken when approaching the prey, the duration of the interval without light stimulation while the lamps were changed, the light stimulation experienced while at the retreat, the extent to which vision was experimentally reduced, and the light intensity.

2. Elimination of the principal or of the accessory eyes had little or no significant effect on the photomenotactic orientation. Spiders able to use only the median eye or one principal eye could no longer use the lamp to orient by.

3. Animals with full vision showed an increased (decreased) deviation from the direction of the retreat if the light intensity was abruptly increased (decreased), as did animals without principal eyes or without accessory eyes. The mean return directions were, however, not dependent upon light intensity changes before reaching the prey or after an interruption of web contact. The threshold for photomenotactic orientation using the accessory eyes is $0.366 \cdot 10^{-4}$ sb; the corresponding value for the principal eyes is 100 times larger.

4. If the lamp was not visible on the outward run the spiders were unable to perform correct return runs by light orientation without optical information from previous runs. If they could see a lamp while at the retreat their return course was shifted in the direction away from the light. Animals without principal eyes did not show this effect.

5. Spiders that had not performed an outward run did not keep to a straight course. Animals with full vision spontaneously showed negative phototactic orientation, those without principal eyes were usually positively phototactic.

6. Animals whose web contact had been interrupted or animals without principal eyes showed a similar deviation from the correct return direction as did unmanipulated animals.


## Literaturverzeichnis


BARTELS, M. (1929): Sinnesphysiologische und psychologische Untersuchungen an der Trichterspinne *Agelena labyrinthica* (Cl.). Z. vergl. Physiol. 10, 527—593 • BATSCHELET, E. (1965): Statistical methods for the analysis of problems in animal orientation and certain biological rhythms. Amer. Inst. Biol. Sci., Washington D.C. • BATSCHELET, E. (1972): Recent statistical methods for orientation data. In S. R. GALLER, K. SCHMIDT-KOENIG, G. J. JACOBS, R. E. BELLEVILLE (Eds.): NASA-Symposium: „Animal orientation and navigation", pp. 61—91 • BURGER-MITTELSTAEDT, M. L. (1972): Idiothetic course control and visual orientation. In WEHNER, R. (Ed.): Information processing in the visual system of arthropods. New York, Heidelberg, Berlin: Springer • DORNFELDT, K. (1975): Eine Elementaranalyse des Wirkungsgefüges des Heimfindevermögens der Trichterspinne *Agelena labyrinthica* (Cl.). Z. Tierpsychol. (im Druck) • GÖRNER, P. (1958): Die optische und kinästhetische Orientierung der Trichter-

spinne *Agelena labyrinthica* (Cl.). Z. vergl. Physiol. **41**, 111—153 • GÖRNER, P. (1962): Die Orientierung der Trichterspinne nach polarisiertem Licht. Z. vergl. Physiol. **45**, 307—314 • GÖRNER, P. (1966): Über die Kopplung der optischen und kinästhetischen Orientierung bei den Trichterspinnen *Agelena labyrinthica* (Clerk) und *Agelena gracilens* C. L. Koch. Z. vergl. Physiol. **53**, 253—276 • GÖRNER, P. (1973): Beispiele einer Orientierung ohne richtende Außenreize. Fortschr. Zool. **21**, Heft 2/3 • HASSENSTEIN, B., und W. REICHARDT (1956): Systemtheoretische Analyse der Zeit-, Reihenfolge- und Vorzeichenauswertung bei der Bewegungsperzeption des Rüsselkäfers *Chlorophanus*. Z. Naturforschg. **11b**, 513—524 • HOMANN, H. (1924): Der Vertikalilluminator als Augenspiegel bei kleinen Augen. Biol. Zbl. **44**, 582—591 • HORRIDGE, G. A. (1966a): Optokinetic memory in the crab *Carcinus*. J. exp. Biol. **44**, 233—245 • HORRIDGE, G. A. (1966b): Optokinetic memory in the locust. J. exp. Biol. **44**, 255—261 • JANDER, R. (1957): Die optische Richtungsorientierung der Roten Waldameise (*Formica rufa* L.). Z. vergl. Physiol. **40**, 162—238 • JANDER, R. (1960): Menotaxis und Winkeltransponieren bei Köcherfliegen (Trichoptera). Z. vergl. Physiol. **43**, 680—686 • JANDER, R. (1963): Grundleistungen der Licht- und Schwereorientierung von Insekten. Z. vergl. Physiol. **47**, 381—430 • JANDER, R. (1965): Die Phylogenie der Orientierungsmechanismen der Arthropoden. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Jena, 266—306 • JANDER, R., und C. K. BARRY (1968): Die phototaktische Gegenkopplung von Stirnocellen und Facettenaugen in der Phototropotaxis der Heuschrecken und Grillen (Saltatoptera: *Locusta migratoria* und *Gryllus bimaculatus*). Z. vergl. Physiol. **57**, 432—458 • JANDER, R., und T. WATERMAN (1960): Sensory discrimination between polarized light and light intensity patterns by arthropods. J. cell. comp. Physiol. **56**, 137—160 • LAND, M. F. (1971): Orientation of jumping spiders in the absence of visual feedback. J. exp. Biol. **54**, 119—139 • LINSENMAIR, K. E. (1968): Zur Lichtorientierung der Walzenspinnen (Arachnida, Solifugae). Zool. Jb. Physiol. **74**, 254—273 • MAGNI, F., F. PAPI, H. E. SAVELY und P. TONGIORGI (1962): Electroretinographic responses to polarized light in the wolf-spider *Arctosa variana* C. L. Koch. Experientia **18**, 511 (A) • MAGNI, F., F. PAPI, H. E. SAVELY und P. TONGIORGI (1964): Research on the structure and physiology of the eyes of a lycosid spider. Arch. ital. Biol. **102**, 123—136 • MARKL, H. (1964): Geomenotaktische Fehlorientierung bei *Formica polyctena* Förster. Z. vergl. Physiol. **48**, 552—586 • MITTELSTAEDT, H. (1961): Probleme der Kursregelung bei freibeweglichen Tieren. In: Aufnahme und Verarbeitung von Nachrichten durch Organismen. Stuttgart: S. Hirzel, S. 138—148 • MITTELSTAEDT, H. (1962): Control systems of orientation in insects. Ann. Rev. Entomol. **7**, 177—198 • MITTELSTAEDT, H. (1963): Bikomponententheorie der Orientierung. Ergebn. Biol. **26**, 253—258 • MITTELSTAEDT, H., und M. L. MITTELSTAEDT (1973): Mechanismen der Orientierung ohne richtende Außenreize. Fortschr. d. Zool. **21**, Heft 2/3 • MOLLER, P. (1967): Die optische Orientierung der Trichterspinne *Agelena labyrinthica*: Richtungsabhängigkeit des Laufes vom Azimut der Lichtquelle. Diss. FU Berlin • MOLLER, P. (1970): Die systematischen Abweichungen bei der optischen Richtungsorientierung der Trichterspinne *Agelena labyrinthica*. Z. vergl. Physiol. **66**, 78—106 • SASIRA-BABU, K. (1965): Anatomy of the central nervous system of arachnids. Zool. Jb. Anat. **82**, 1—154 • SCHMIDT-KOENIG, K. (1961): Die Sonne als Kompaß im Heim-Orientierungssystem der Brieftauben. Z. Tierpsychol. **18**, 221—244 • SCHMIDT-KOENIG, K. (1970): Ein Versuch, theoretisch mögliche Navigationsverfahren von Vögeln zu klassifizieren und relevante sinnesphysiologische Probleme zu umreißen. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Köln 1970 • SOKAL, R. R., und F. J. ROHLF (1969): Biometry. The principles in practice of statistics in biological research. San Francisco: Freeman and Company • SOKAL, R. R., und F. J. ROHLF (1969): Statistical tables. San Francisco: Freeman and Company • VERHEIJEN, F. J. (1958): The mechanisms of trapping effect of artifical light sources upon animals. Diss. Utrecht • WILLRICH, U. (1931): Beiträge zur Kenntnis der Lichtkompaßbewegung und des Farbensinnes der Insekten. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **49**, 157—204.

Anschrift des Verfassers: K. DORNFELDT, 1. Zoologisches Institut der Universität, 34 Göttingen, Berliner Straße 28.